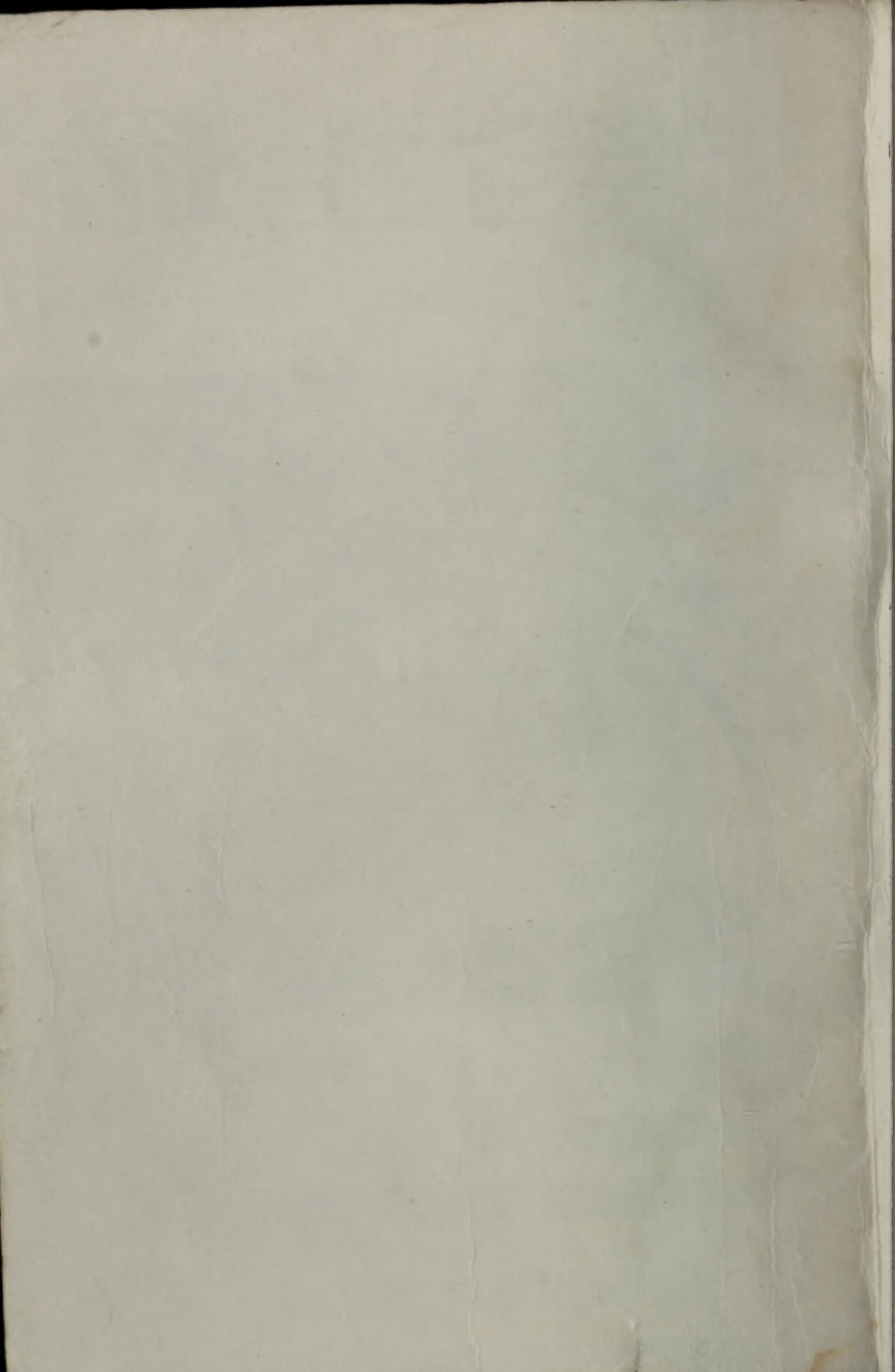


光与生命

〔英〕L. O. 布琼 著

科学出版社





52-716
•103

光 与 生 命

(苏) L. B. 5-2 2

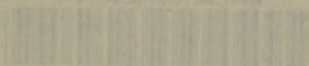
沈 从 文



科学出版社

1024

中国科学院图书馆



S0011629

23653

58.1716
164

光 与 生 命

〔英〕L. O. 布琼 著

汉 棧 译



科 学 出 版 社

1984

中科院植物所图书馆



S0011829

23663

内 容 简 介

本书在生物学、物理学和化学的基础上,介绍了有关光生物学各个方面的基础知识,使读者对光在整个生命过程中所起的关键性作用有个初步的认识,对于这门边缘科学的重要性也可获得一些新的概念。

本书为中级科普读物。可供生物系师生、各级科技人员和爱好生物学各门边缘科学的青年们阅读参考。

L.O.Björn

LIGHT AND LIFE

Hodder And Stoughton 1976

光 与 生 命

〔英〕 L. O. 布琼 著

汉 槎 译

责任编辑 谢 诚

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院开封印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1984年 4 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1984年 4 月第一次印刷 印张: 8 3/8

印数: 0001—7,150 字数: 160,000

统一书号: 13031·2533

本社书号: 3474·13—6

定 价: 1.05 元

译 者 的 话

在生命科学越来越得到长足发展的今天，不但新的发现层出不穷，而且应用的面也越来越广泛。其基本的源泉出之于其它学科，如物理、化学、数学等自然科学和电子计算、化工、仿生等技术科学的渗透、交流和应用，也就是说，得力于多学科间的边缘科学的发展。生物光学或光生物学就是其中的一门，其发展还正方兴未艾。诸如各种生命过程的能量转移、光合作用、生物发光、生物色彩、生物视觉、生物光导、生物节律、生物光效应、光仿生以至光在生物进化过程中的作用等等，无一不是既具有供人探索的奥秘胜境，又具有在技术科学的领域中供人应用的价值。读了这本书既可以增加许多知识，又可以使自己的思路更为开阔，起触类旁通的功效。例如书中介绍了光照序列对植物开花的控制作用，对经营花卉业的同志来讲，是一种引导他取得经济效益的最有用的基础知识。通过了解其中的基本规律，再对他所抚育的各种花卉进行科学实验以控制花期时，可以达到“四时开不断之花，八节取经营之果”的技术上和经济上的佳境。

因此，我很愉快地利用假期，一口气译完这本科普小册子，交科学出版社出版，以供爱好科技的读者们的益智之需。在翻译过程中，对原书个别段落，作了删节。失误之处，尚望大家随时指正为感。

译 者

1979年于合肥

前 言

记得我小时候有一件织着许多花卉图案的毛衣。一天，我拿起一把剪刀把上面我认为是最美丽的一朵花剪了下来。所得到的却是一堆乱七八糟的断头毛线。

一位科学家，当他被大自然的某项杰作扣动心弦时，就往往企图把它截取下来付诸笔墨，写作成书，以飨读者。他想要描述的图案一般都具有非常复杂的形式，可是只能从它切下一个方块，或者至少一个长方块来（否则它就在书里安排不下）。但是有些线索却难以用直截了当的方法予以切断。至少等到切好之后，却发现美丽的图案已不复存在，只看到些飞绒断线。虽然尽最大的努力把它们编织起来，然而美丽的图案已不再可睹。

我应当承认，上面这个剪毛衣的故事是特别为这篇前言而写的。它与本书真似如出一辙。虽然以后我要避免讲故事，但也不可否认，我已把有关联性的问题予以简化，而且也不能说我已经一般在一般能接受的“事实”与在一本科学教科书中理应载入的那些未经完全测验的假说之间作了区别。凡是受到启发，想去深入研究的读者可千万不要把本书的内容作为永久的真理。如要钻研得更深一点，不妨参阅本书以外的一些有关文献。

引言

在人类的意识中，光明代表优越的力量，黑暗代表邪恶。在世界各地有意识地崇拜太阳，从来都很普通，文化较发达的诸如日本人、埃及人和印加人等尤其如此。相当明显，基督教起源于中东史前崇拜太阳的宗教，这在圣经中可以找到不少证据。

因此，自古迄今，光在人类的意识中一直起着中心的作用。现代科学家们已经证明光不但为人类所必需，而且也为地球上所有的生命所必需。

整个生物界的机器所需的能量都起源于太阳。日光被绿色植物所吸收转变为化学能。但是对有生命的生物体来说，日光还不只是能源，也是它们在空间上和时间上定向定位所需要。在动物界中好几个不同门类的动物的视觉型式，都进化到高级水平；各种植物，也能进行由光照导引的运动，以寻找为产生它们的营养所需的日光。

每日光周期的长短决定了一年什么时候候鸟该迁飞，什么时候花该开放。光照的条件还决定了马铃薯的茎该发育成绿色的主茎还是棕色的薯块，决定了蚜虫该长出翅膀还是不长。蜜蜂依靠对天空偏振光的观察，追踪飞向花丛和返回蜂巢的道路。

最后，生命的最早起源以及它通过漫长的遗传突变的链而发生的进化也都与短波长的光线（紫外线）有密切的关系。

以上所举的几个例子非常简略地勾划出了光生物学这门分支学科的轮廓。这本小册子的目的，就是想以简单的方式把我们在这个领域中的知识介绍给大家，同时也提出几个至今还没有找到答案的问题。

目 录

| | |
|--------------------------|---------|
| 译者的话..... | (i) |
| 前言..... | (ii) |
| 引言..... | (iii) |
| 1 物理和化学的原理..... | (1) |
| 2 在生命世界中能量的摄入：光合作用..... | (18) |
| 3 生物发光..... | (67) |
| 4 视觉..... | (80) |
| 5 空间定向..... | (143) |
| 6 时间定位..... | (170) |
| 7 皮肤的光生物学..... | (198) |
| 8 光在地球上生命的起源和进化中的作用..... | (210) |
| 9 人造光..... | (232) |
| 10 光化烟雾..... | (245) |
| 11 光和我们宇宙的概念..... | (251) |
| 附录..... | (257) |

1 物理和化学的原理

光 的 本 质

光是什么？大家知道发自太阳和其它天体而到达地球的光线，曾越过广阔无垠的太空。光显然不同于声和热，它可以不依靠物质而存在。当光不受物质影响时，它沿着一直线而飞驰。从这种现象以及其它的证据，已能对光作出定论：它是一种称为光子或光量子的微小粒子流。

可是，有某些现象还不大好用这种光的粒子理论加以解释。在某些情况下，光的行动在方式上令人联想到水波，因此有时候把光称作一种波状运动。例如在水面上一薄层油膜所形成的虹彩，或者从肥皂泡中所看到的色彩，都不能用粒子论予以解释。可是用波动论解释起来就很漂亮，只需认为不同的波系有可能相互区别，认为“波峰”与“波谷”可以互相抵消就行。从一层油膜的上表面所反射的光以及从其下表面所反射的形成了两个不同的波系。当某种颜色的光消失时，就可看到它的补色。例如这层油膜的红光如果消失，看上去就是绿色的。

大家都知道水面上的波是什么。稍稍多动点脑筋，也能理解声波是空气分子的振荡。但当我们谈到在空无所有的太

空中的波时，就令人费解了。在无物可资振荡时，又由什么造成振荡呢？物理学家经常谈到电磁波运动，对这种表达法还需要作些说明。

电磁波运动由电场和磁场的轮番交替所组成。当一个电场作用于一个荷正电的粒子时，所产生的力与电场的方向一致；但作用于一个荷负电的粒子所产生的力，则方向相反。磁场可以作用于与此场作相对运动的带电粒子。按照光的波动理论，一束光包含一系列不断地轮番交替着的短暂电场和短暂磁场。对一束自北向南运行的光来说，在这一瞬间有个方向朝东的电场和一个朝上的磁场，下一瞬间就换成一个朝西的电场和一个朝下的磁场，就这样地循环反复下去。

以后，当我们谈到有关振动平面或偏振平面时，指的就是电场的平面（在上述的凡例中，就是指水平面）。日光或灯光都含有好多个不同的波系，由它们混合而成，它们具有不同的振动平面和不同的振动频率。象这类光并没有特殊的偏振平面，因而不是偏振光。相反，要是一束光具有突出的振动平面，它就是面振的。光的另一种偏振叫做圆振，留在第八章中再予描述。

物质都由荷电的粒子所组成（荷正电的原子核以及荷负电的电子）。当光波在这些带电粒子中穿过时，它们就受到电场和磁场（通常合起来称之为电磁场）的力的作用。以后还要谈到电子（它们比原子核轻得多，而且较易直接受影响）会怎样反应，它们的运动途径（轨道）也可能被光的电磁场所变更。

光波在真空中的传播速度都是一样的，大约每秒300,000公里（或更精确点每秒为299,792.4562公里）。光波也可以在某些种类型的物质中传播，但传播的速度总是比较低。

在本世纪初光的粒子论曾为大家所抛弃，那时候有利于波动论的论证占压倒优势。可是不出几年后，由于各方面的发现，使情况又有所转变。各种光电现象和光化学反应只能以粒子论为依据来解释。大家不得不承认：虽然某些现象只能把光作为波状运动来解释，可是另外有不少现象却只能把光作为粒子流来看待才能解释。此后这个物理现实的双重性又有所发展，使得在某些情况下把物质作为一种波动现象，而在其它情况下却作为一种粒子现象看待。光的这种双重性现在已被普遍地接受。这种看来似乎连常识都讲不大通的事实应认为是对常识的欠缺，说明了我们的思想在对一种复杂的现实的想象上还存在着缺陷。

长时期来，大家都习惯于把各种不同颜色的光看成为无非是由于存在着不同波长的光所致。光的波长现在已可测量得如此精确，从而已成为国际长度标准的基石。例如一米的定义是在真空中一种红光波长的1,650,763.73倍。波长从0.0004到0.0005毫米的光形成从紫、蓝到蓝绿的各种色彩。波长从0.0005到0.0006毫米的光相当于从绿到黄的色彩，从0.0006到0.00075毫米的光则为橙到红色。此外还有波长更短的紫外线和波长更长的红外线辐射。在它们之外还有其它的波谱区段（图1）。

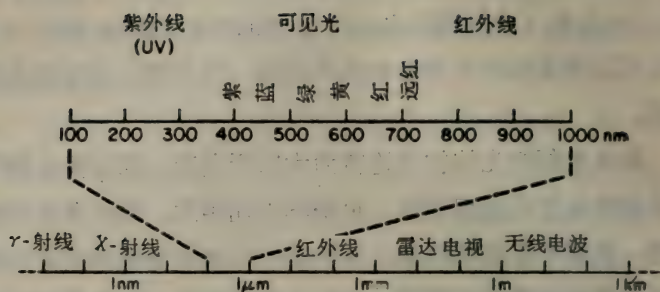


图1 具有不同辐射波长的电磁波谱示意图。除了大家所熟悉的符号外，还使用了以下的简写符号： μm = 微米， nm = 毫微米

如果不说明光的波长（以希腊字母 λ 标示）多少，说明其频率有多少也可以。频率就是每秒钟的振荡数，以希腊字母 ν 记之。我们如把光速记作 c ，就有个通用的关系式 $c = \lambda \nu$ 。因此波长越短，频率就越高。另有一个重要的关系式为 $E = h\nu$ ，其中 E 代表每个光子的能量， h 就是所谓普朗克（Planck）常数。这个公式说明频率越高（即波长越短），每个光子的能量就越大。例如橙色光（ $\lambda = 0.0006$ 毫米）的每个光子所拥有的能量值只及紫色光（ $\lambda = 0.0004$ 毫米）的三分之二。

由于光波的波长如此之短，因此通常都以微米（ μm ）或毫微米（ nm ）为单位表示，1微米 = 0.000001 或 10^{-6} 米，1毫微米 = 0.000000001 或 10^{-9} 米。

光以及其它电磁辐射所构成的物理现实的部分要比一般所认识到的大得多。在整个宇宙中每有一个构成物质的基本粒子，在比例上就可能有好几百万个光子。但在我们身边的

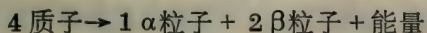
环境中这个比例就不是这样了，然而这反而是一种特殊情况。在各个天体之间的“渺无一物”的太空中交错着朝所有方向飞驰的光子，其中许多都已经以每秒299,792.4562公里的速度飞驰了几亿年，并没有因相当接近于一个物质粒子而被吸收掉。

光的来源

在地球表面上所有的自然光几乎都来源于太阳。其中有的是直射的日光，有的是由月亮、云层或地面的物体所反射的光。天空之所以呈蓝色，是因为日光在经过大气层时变更其方向所致。

由太阳所辐射的能量发源于它的内部。在太阳内部极高温（在一千万到两千万度之间）的作用下，物质被转化为能量。这个情况发生在当质子（氢原子核）互相反应而形成 α 粒子（氦原子核）和荷正电的 β 粒子（正电子）之时。

整个的反应过程可写作：



所形成的 α 和 β 粒子的质量只及所耗掉的质子的99.3%，剩下的0.7%都被转化为能量。事实上这个反应还分成好几个步骤进行，而且平均起来，要费好几百万年才能完成。所产生的能量并不直接表现为光。它的一部分作为所形成的粒子的动能（不规则的运动，等于热能）而释放出来，但是大部分的能量都以能量非常高的光子而出现，相当于波长极短

的辐射，即所谓 γ 射线。每个 γ 光子的能量要比一般光的光子的大一百万倍左右。每个高能量的 γ 光子，在朝着太阳的表面发射时，经过各种各样的过程，被分成为许多能量低得多的光子。因此当它达到太阳表面时，这种分化现象已进行到如此程度，使各种可见光得以产生。此时，原来的每个光子都已分成为大约一千个能量较小的光子。

光的吸收

一个分子里的电子所处的轨道可能因分子的能态的不同而异。在室温或较低的温度下，大多数的分子把它们的大部分时间消磨在具有最低能量的电子态中，也就是“基态”之中。分子可以通过吸收有足够能量的光子（如紫外或可见光的光子）而获得能量，转变成具有较高能量的受激态中。光子被吸收后，就不再存在。但电子能量的增加只能按一定的阶梯进行，这是因为电子所能处的轨道只有一定的几个级层。不过，当光子的能量并不恰巧等于分子中的电子能级差时，仍然可以被吸收。这是因为光子的部分能量还可以转变成为其它的能，例如原子核的振动能，最终被分布到其它的分子中去成为热能。一个分子是否会吸收一个入射的光子，其可能性在很大程度上视光子的能量而定。当光子的能量略微比受激态与基态之间的差额大一点时，它被吸收的可能性为最大。但是，生物学家通常并不为吸收的可能性如何随光子能量而变的情况去操心作图。他们所作的图是表示吸收的程

度（吸收率）如何随波长而变的情况。这实际上是一桩事的两种作法。一种物体的样品使通过它的光线减弱的能力是与其中的光子被样品中某些分子所吸收的可能性成正比例的。上面讲过，光的波长却又与光子能量成反比（第4页）。

上述类型的图解称为吸收光谱。吸收光谱跟物体的颜色有密切的关系，因为只有那些未被吸收的光才能到达眼睛从而产生视觉。例如在图2中示出了一片菠菜叶子的吸收光谱。显然在光谱中最少吸收的是远红光（波长约720毫微米）和绿光（波长约520—580毫微米）。我们的眼睛对远红光不

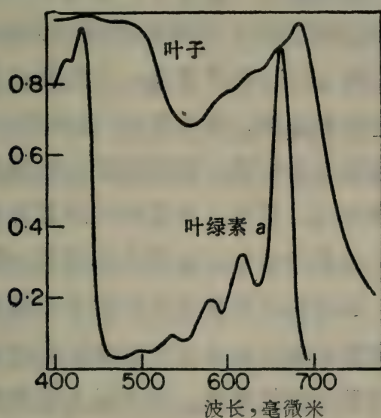


图2 一片菠菜叶子以及溶在乙醚中的叶绿素 a 的吸收光谱。纵坐标代表没有穿过叶子或溶液的光的部分（也就是给定波长的光被吸收或被反射的部分）。叶子的曲线在大约680毫微米处有个高峰，是因为它含有叶绿素 a 的成份之故。请注意此峰的波长比在溶液中的叶绿素 a 的对应值略长。为了强调叶绿素 a 的曲线，使其峰、谷更为清晰，测量是在很稀的溶液中进行的，这样使曲线的纵向图形得以拉开。叶子的光谱由高登堡大学的埃格纳（Egneus）博士所制

十分敏感，因而见到的是绿色的叶子。

在菠菜叶子中有好多种带颜色的物质（色素）都能吸收光线，从而导致颜色的形成。不难把它们提取分离出来，分别测量它们的吸收性质。用这种方法就有可能至少是近似地去确定出每种色素对活叶的吸收起着什么作用。困难在于每种化合物从细胞里的自然环境中分离出来后，吸收光谱就要略微起些变化。就分子的能量关系来说，在它们处于溶液中的游离状态时，与在跟其它分子以某种方式联结排列时并不完全相同。

植物叶子中最重要的色素是叶绿素a。在图2中也标示出叶绿素a以纯净的形式溶于乙醚中时的吸收光谱的模样。在叶子与溶液的曲线之间的不符之处，不光是由于在溶液中缺乏叶子中的其它色素所致。叶绿素a本身在叶中与在溶液中的吸收光谱也并不完全相同，其原因部分地是由于它在叶中是与蛋白质相结合的。此外，全部的叶绿素分子并不以完全相同的方式与蛋白质相结合，也并不都跟某一种蛋白质相结合。由此之故，不同的叶绿素分子产生了一系列不同的吸收光谱。这些叶绿素光谱以及其它叶色素的吸收光谱的汇总，才构成了整片叶子的吸收光谱。对于以上事实需有透彻的知识，才能明白叶子对光线吸收的概念。关于这个题目在第二章中还有更多的介绍。结合于不同蛋白质上的同样色素分子的吸收光谱间的差异，对我们的眼睛功能以及我们感受颜色的能力也很重要。这个问题在第四章里将展开讨论。

光 化 学 反 应

在光化学反应中的第一步总是光的吸收。所以，只有那些经吸收的光子才能对反应有影响。这条规则（Grotthus-Draper定律）似乎不言自明。不过可以把它作为推导的起点，借以对各种光化学的和光生物的过程提供有价值的资料。

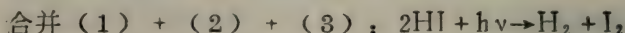
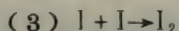
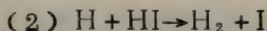
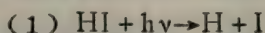
Grotthus-Draper定律的最重要应用之一就是作用光谱的测量以及用它们来决定是哪些种类的分子吸收了在各种过程中生效的光子。作用光谱是一张表示波长（或频率）和光化学（或生物）效应之间的关系图。这种有效物质所吸收的光越多，光的效应也就越大。因此，作用光谱往往跟有效物质的吸收光谱相象。通过对某过程的作用光谱与各种物质的吸收光谱间的比较，有时就可能确定出哪种物质就是该过程的有效吸收物。

以上所说的不妨举一个例子作进一步的说明：图43A示出了人类视网膜在弱光下的相对光谱敏感性，即对光在眼球外部的吸收作过校正后的弱光视觉的作用光谱。在同图上还作出了一种从视网膜分离出来的物质（视紫红质）的吸收光谱。从这两条曲线间的相似性，就可以得出结论：在弱光视觉中有效的光线吸收物是视紫红质（参见第116页）。

跟Grotthus-Draper定律同样重要的是Einstein定律，即光化学当量定律。这项定律所说的是在任何初级光化学反应中每个光子不多不少地只和一个分子（或离子或原

子) 反应。但在研究光化学反应的实验中, 往往发现一物质中起反应的分子数比起所吸收的光子数来, 不是多了就是少了; 也就是其量子效率不是大于一就是小于一。其所以如此, 是因为光化学反应往往由好几个部分反应所组成。对量子效率的测量乃是研究这些部分反应的性质的方法之一。

对此不妨举一简单的例子加以说明: 在用紫外线照射碘化氢 (化学式HI) 气体时, 就会产生碘 (I_2) 和氢 (H_2) 的分子。通过测量证明每吸收一个光子就有两个碘化氢的分子发生反应, 也就是其量子效率为 2。只消推想所观测到的反应是由下列几个部分反应所组成的, 就可以解释, 式中以 $h\nu$ 表示光子:



本例中的初级光化学反应是 (1)。(2) 和 (3) 则是由 (1) 所产生的次级“暗”反应。不难看出, 对初级光化学反应来说, 量子效率为 1, 但对总的反应它是 2。

碘化氢的气体是无色的, 因而它并不吸收可见光。因此如同 Grotthus-Draper 定律所说的那样, 上述反应由紫外线而不由可见光触发。

在初级光化学反应与随后的“暗”反应之间的差别, 在于前者在不同的温度下几乎以相同的速率而进行, 而后者往往有温度越高反应就进行得越快的现象 (就象一般的化学反

应)。至于生化反应的速率也随着温度增高而增高，但温度不能高到使那些为反应所必需的不耐高温的生物催化剂或结构遭到破坏。

初级光反应与次级“暗”反应在温敏性质上的差异，往往被用来研究复杂的反应组。通过在低温下对某一系统的照射，就有可能积聚起初级反应的生成物，使在未发生次级反应之前予以分析。再逐渐提高温度，让那些次级反应一个接一个地进行，这种技术已用在例如对视觉化学的研究工作中（第107页）。

所谓“暗”反应，并不是说这些反应必须在黑暗的环境中进行，而只是说它们的发生并不需要光照。

物质、能量与次序

生命的存在，有赖于两个物理前提：物质与能量。甚至可以说生命是在物质与能量间交互作用的一种特殊形式。物质与能量都是不灭的。不过，我们暂且不论它们在某些情况下相互转换（见上节）的情况。可是在两者的交互作用之中，在物质的性质与能量的性质之间有个重要的不同点。物质的基本单元，原子，是经过循环的。它们是以无数的组合方式相组合的，而且永远不断地进行重新组合，可是它们的基础总归保持不变。它们也许会失去一些电子，但迟早又会俘获一些同样的电子。大多数组成读者的身体的原子，已经被各式各样的动物和植物使用过不知多少次了，其中有些

以前还被别人用过。图 3 是以一种极其简化的形式表示出一种原子,碳,所经历的循环。也可以对其它种类的原子作出类似的图。

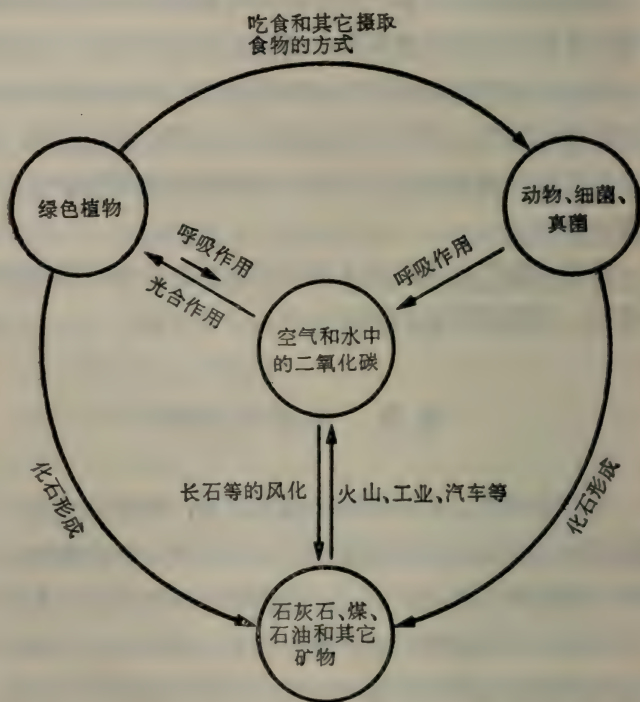


图 8 碳循环的简化图。矿物碳既以氧化的形式存在(石灰石和其它碳酸化合物),又以还原的形式存在(煤和石油)。在腐烂的动、植物中的重要碳库未予表示。

最上方的箭头说明了一桩重要事实,即凡是本身不起光合作用的生物体,都直接或间接地依靠含叶绿素的植物。后者既产生氧气,又产生为其它生物体所需的有机物

与此相反，能量的“原子”，即量子，并不经历任何循环。它们只朝一个方向通过物理过程（包括化学和生物过程在内）一次。能量继续不断地被分成越来越多的和越来越小的量子。不妨说这些过程使“有价值的”能量（填装在少数大包里的）转换为价值较小的能量（装在许多小包里的）。

最“不值钱”的能量形式就是热能。在某个所有各点上温度都相同的空间中，无法把热能转换成为任何其它形式的能量。可是，其它各种形式的能量却可以转换成为热能。热能就象劣质的商品，买它甚易，但卖掉甚难。与此成对比的是短波的辐射，它们是真正的“热门货”。

热能是在原子、分子间动能（运动的能量）的一种类型。但更要紧的是这种运动是完全随机而无秩序的。因此，从其它形式的能量转换成为热能，跟无秩序程度的增加有关系。那条说出宇宙间无秩序程度在整体上有增无已的定律，曾被称为“时间箭头”。世界的进化是不可逆的，使生命向后转只是一种幻想。

在一个温度并非各点均等的空间中，热能可以部分地转换成为其它各种能量，可是象这类转换，只不过是削平温差而不是使“时间箭头”逆转。如把此空间与世界其它部分（或包括整个宇宙）隔离开来，它的总的无秩序程度仍然是有增无已的。决不会有从小的能量量子变到大的能量量子的净变化。在一系统或世界的一部分中，只要有温差的存在（例如在太阳系中有太阳与地球间的温差），如同还要谈到的，在某个亚系统中就有可能在秩序上有所

增进。但这样的话，这个亚系统就必须从外界接收能量，并将由小于所接收能量的量子所组成的次等能量清除出去。

如果只限于考虑对我们最切身有关的亚系统，即地球的表面，就可看到各种物理过程在很大程度上都由到达地面的高价值的日光能流所推动。日光的能量在引起了生命过程、风雨水流以及许多其它效应之后，又以长波的热能辐射方式散放到太空之中。上文讲过，能量量子的大小与波长的长短成反比例。鉴于日光波长在0.5微米（500毫微米）左右，而从地表面辐射出去的能量其波长在10微米左右（见图4），因此量子在逗留于地球上的时期里，平均而论，已分解到原大的二十分之一。这个从大包的能量分成小包的过程，只不过是上面所说的在太阳内部的原始分解过程的一种继续。在地球表面还有一种能量变换的方式，就是从日光的有规则性（对地球上每个部分都有规定的照射方向和昼夜的节律）转化为热能从地球辐射出去的弥散性。这是在结构上有所摊平的表现，使无秩序的程度更有所增加。

这样我们就明白了，生命的过程不但需要特殊类型的物质，而且需要特殊类型的能量。物质可以用过再用，不需添加新的物质；但能量却相反，会变成成为无用的形式，必须不断地予以补充。

我们如果把所有生物体的总和作为一个整体来看待，可以注意到不论是物质或是能量，都无显著的净增。可是它在秩序性上却在不断地增加（也就是在无秩序程度上的降

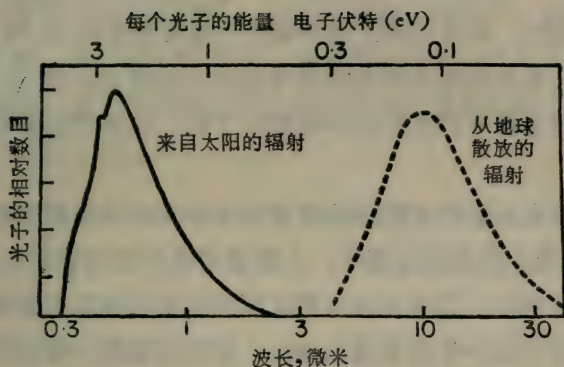


图4 太阳的辐射光谱与地球的辐射光谱间的比较，都以它们在大气层以外的太空中的情况为准。由于大气层吸收之故，日光在抵达地面时已有某些区段的光谱缺少(参见图78, 80和90)。横坐标代表辐射的波长(λ)以及每个光子的能量(E)。这两个量间的关系为公式 $E = hc/\lambda$ ，其中 h 为普朗克常数， c 为辐射的传播速度。从能量的观点看，所有的生命过程都必须在这两条曲线之间的范畴中进行

低)。纵使许多过程都产生无秩序，整个宇宙中总的无秩序也在稳步增加，可是活的有机体却有可能保持住一个很高的有秩序程度，甚至使之增高(进化)，这是因为所产生的无秩序已通过地球的热能辐射而抛弃掉。原子的组合和能量的转变能够使高度复杂而且越来越复杂的体系得以保持。以文学的语言不妨说，来自太阳的能量扫过了生命世界，并把从中所产生的无秩序刷出到太空之中。以科学的语言来说，那就以定义明确的熵这一概念来代替这里所使用的意义比较含糊的“无秩序”一词。在科学上能以确切的公式来表达出与各种辐射形式相关联的熵的含量。对我们来说，只消知道当有

能量从地球表面以热能辐射的方式而散逸，且有等量的日光能被吸收时，能量的收支虽平衡，可是有较多的无秩序离开地球。假如地球上能量的进进出出一旦停止，那么由于所有的过程都有产生无秩序的趋向之故，生命的机器就会停止转动。

从日光辐射把有秩序性转移到生命有机体中的方式有好几种。在光合作用的过程中，大规模地进行着化学变化。例如原先在空气中以二氧化碳的形式而循环着的碳原子被有序地安排在淀粉分子的有规则环中，形成有规则的螺旋状链。许多种原子都分别导入各种复杂的分子模式中，所形成的各种不同分子又结合起来以形成各种细胞和更大的实体，一切都按照严密的规则和秩序从事。这种每桩事都遵循的“蓝图”就是核酸（第210页）。也就是通过能量的流动把无秩序冲刷掉，才能使核酸的“蓝图”得以复制出有足够数量的复制品，才能使其它原子得以按照这些“蓝图”的规格排列组合。由于现在已在原理上搞清楚了这种“蓝图”（遗传密码）是怎样构成的，已有可能对它们的“信息”或秩序的含量进行计算。

秩序从光线转移到生命的过程也可以这样地发生：很有秩序的日光在一只候鸟的眼睛里被吸收，转化成为弥散的热能辐射，但同时使这只鸟并不作无目的的飞行，而是在毫无标志的海洋上空朝着它年复一年在其上孵儿育女的崖岸笔直飞去（第五章）。当日光的昼夜和四季的节律被转化为生物节律时，也发生了同样的转移（第六章）。

这些过程在此处难以尽述。但是，所有我们在生命世界中可以观察到的有秩序性，从在显微镜下的奇迹，到蜜蜂社会的组织，直到我们自己多少有秩序的思想乃至贝多芬的第九交响曲，无一不发源于并且耦合在从日光到无秩序的热能辐射的转换之中。

2 在生命世界中能量的摄入:

光 合 作 用

引 言

植物在通过光合作用获得日光能的过程中，同时也获得了秩序性。这个过程只能在含有叶绿素（通常是绿色的）的植物细胞中发生（对此说法有个例外，将在第46页中提到）。其中也包括有些被认为属于植物界的细菌在内。有光合能力的植物和细菌，是唯一一类不依靠其它生物体所提供的化学能为生的生物体。它们有从各种无机化合物和日光生产全部所需的有机化合物的能力。所有其它的生物体都直接或间接地依赖这类含叶绿素的植物为生。对真正的植物来说（有光合能力的细菌不在内），光合作用的过程不妨简写为如下式：

无机化合物 + 日光 → 植物质(有机化合物) + 氧气

按照上式，日光的能量被消耗。虽然式子右边并未明显地述及能量，但是我们知道能量是守恒不灭的。因此很明显，在与氧气一同产生的有机化合物中所含的能量要比在无机化合物中所含的要多，这就是说：光能已被转化为化学能。这种化学能可以通过有机化合物的燃烧又转化成其它形式的能量使之化为无机的：

有机化合物 + 氧气 → 无机化合物 + 能量

这个过程的例子，就是在生物体里当食物中的有机化合物在呼吸的过程中被“燃烧”时产生出动能（运动的能量）和热量。在食物中的有机物都直接或间接地出自植物（例如牛奶、奶油、奶酪和肉都产自乳牛，而乳牛是吃植物的）。另一个由光合作用所封存的化学能的释放例子，是木材和煤炭（= 植物化石）的燃烧。最后一个例子，是汽车的动能出自石油中的汽油的燃烧，而石油中的有机物是在很多年以前由植物的光合作用而产生的。

必需明白，象在生物体中呼吸那样的“燃烧”作用，并不是光合作用的一种原本逆转。燃烧最终所形成的无机化合物，正好就是光合作用开始时的物质。但以能量的转换而论，燃烧根本不是光合作用的逆转。因为在光合作用中所消耗掉的光，永远不能在燃烧中全部重新出现。即使在发电厂中燃烧植物物质如木材、煤而发电，再用此电能通过电灯使之发光，也并不意味着回复到原本的状态。因为其中大部分的能量都已化为热能而浪费掉。

由于在大气中有足够多的氧气，人们自然而然会把在光合作用中所转换的能量，当作为固定在所合成的有机化合物之中。于是往往把它们称作富有能量的物质，把煤和石油称为能量的资源。但有时候还得记住，在光合作用中所封存的化学能不单是属于有机物的，而且也是属于氧气的。要是没有氧气可资利用，那么就不可能从煤和石油中获取能量。

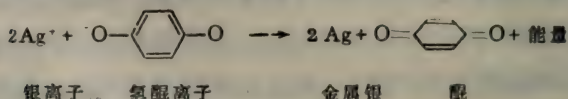
有些种细菌，它们既不依赖光合作用，也不依赖由其它

的生物体所产生的有机物为生。它们依靠利用无机物以取得所需的能量，例如火山泉水中的硫磺就是这种无机物。但由于硫的燃烧也需消耗氧气，而氧气又是通过植物的光合作用所产生的，因此即使是这类生物，也仍然间接地受到光合作用的恩赐。

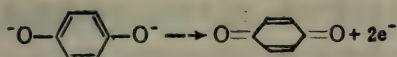
在谈到那些富有能量的物质时，需了解这些化合物在跟它们的自然环境联合起来才在能量上可谓富有。因为这类物质必须与周围的物质起反应才能释放出能量。

在作较深入的介绍之前，读者先需确实地理解还原（俘获电子）和氧化（丧失电子）这两个化学术语的意义。

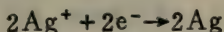
由于在常温下电子不大在接近物质之处大量地游离，因此氧化与还原是紧密偶联的。当一个分子（或离子，即荷电的分子）丧失一个电子而被氧化时，另一个分子就俘获这个电子而被还原。以照像底片的显影过程为例，在底片上有银离子 Ag^+ ，而在显影剂中则有氢醌离子 $\text{C}_6\text{H}_4\text{O}_2^{--}$ 或其它类似的物质。在显影的过程中，电子从氢醌离子转移到银离子上。银离子于是被氢醌离子还原成为金属银的原子，它们组成了在底片上的黑色颗粒。同时使氢醌离子被氧化成为醌分子 $\text{C}_6\text{H}_4\text{O}_2$ 。此过程可写成为：



象这样的反应称为氧化还原反应。在概念上，可以把它分成两个步骤，即一个氧化过程：



和一个还原过程：



其中的电子 (e^-) 能自由存在的时间都极短，它们一产生出来就立即被银离子所俘获。

由于在氧化还原反应中放出了能量，所以在原来的那个银离子加氢醌离子的系统里所拥有的能量，必定要比金属银加醌这一生成物系统里的多。鉴于在此反应中涉及到电子的转移，使人自然就把这项能量的差别归因于电子。于是推断坐落在醌上的电子所拥有的能量要比附着在银离子上的电子的高。但这样的说法连同“高能电子”的用词只能作为实用上的说法。必须记住，实际上由银离子加氢醌离子组成的化学系统比起金属银加醌这一系统来有更多的能量。在直观上，我们不妨把这个氧化还原反应，看作为电子从一个较“高”的容器（醌）“下泻”到一个较“低”的容器（银离子）中去。能量在这个“下泻”过程中被释放出来，化为热能或其它形式的能量。于是不妨可以把以上的常规化学式改写成为：

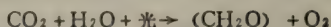
醌

↓ e^-

银离子

现在让我们回到光合作用。从无机物到植物有机物的合成，是一个非常复杂的过程，并不是一单个化学式就可以将它汇总得了的。为了能够更深入一步，只能局限于把过程中

较易作化学解释的一小部分讲一讲。这个部分过程就是从二氧化碳和水合成碳水化合物的过程，它的化学式可写作：



二氧化碳 水 碳水化合物 氧

其中碳水化合物(糖一类的物质)的分子式是简化了的。例如葡萄糖是碳水化合物的一种，它的分子式为 $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ 或 $(\text{CH}_2\text{O})_6$ ，食糖(蔗糖)的分子式则为 $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$ 。这里姑且不管这些差异，为了简单起见，就用 (CH_2O) 来代表所有各种碳水化合物，其所以加个括号，是为了表明它并不代表甲醛 CH_2O 。植物所合成的碳水化合物，除了葡萄糖和蔗糖之外，还有许许多多其它种类，其中有两种最重要的就是淀粉和纤维。

平均而论，在碳水化合物中的碳原子各有六个电子，正好跟自由碳的一样。可是在二氧化碳中，它们必须跟氧原子公共合有一些电子。因此在从二氧化碳到碳水化合物的合成过程中，碳原子被还原。氧气中的氧原子各有八个电子，但在二氧化碳和水中的氧原子都有来自碳和氢原子的“额外”电子。所以氧气的产生意味着氧原子被氧化。于是，这个从二氧化碳和水合成为碳水化合物的光合作用是一个氧化-还原过程。

还只几十年以前，大家仍以为碳水化合物的合成是个相当简单的过程，其中只含几个简单的步骤。那时候相信其中一个步骤是以光为媒介，使二氧化碳分解为氧气和自由碳，另一个步骤是加水于碳以形成甲醛。甲醛在最终的步骤中聚

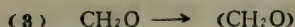
合成为碳水化合物。这三个步骤据信为：



二氧化碳 碳 氧气



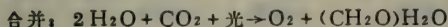
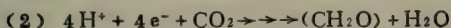
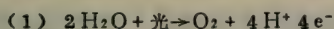
碳 水 甲醛



甲醛 碳水化合物

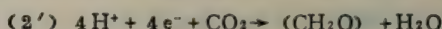
这项理论所剩下的唯一一桩事就是“碳水化合物”这个名词，它的含义就是碳与水相化合。可是，事实上碳水化合物并不都以这种方式形成。按照上述的公式，所有释放出来的氧气都出自二氧化碳。可是，后来用“标记的”氧原子（这种原子的原子量不同于普通氧原子的）所做的实验证明氧气是从水分子衍生出来的。这样一来，整个的理论都被推翻了。

根据较新的观点，光能导致水分子分解为氧气、氢离子和电子。所产生的氢离子和电子随后通过一系列复杂的反应，把二氧化碳转化成为碳水化合物和水如下：



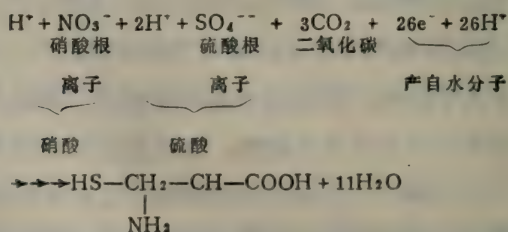
由于以下好几个理由，使这项理论很吸引人。首先，它解释清楚了自由氧出自水分子中的氧，这就跟用标记原子所作的实验结果一致。其次，它也可以说明为什么在某些情况下，有氧气的释放但同时却不见二氧化碳的还原，这是通过其它物质对电子的俘获而造成的。这用上述理论也很容易解释。最后，只消把它略加修饰，同样的化学式就可以用之于

细菌的光合作用现象。具有光合作用性能的细菌跟普通的植物不大一样，并不产生分子氧气，所产生的却是别种氧化物。它们并不从水分子摄取电子，而是从形形色色的有机物、硫代硫酸盐或硫化氢摄取。以硫化氢为例，其反应序列为：



显然，从这两组化学式可以看出，细菌与植物之间的唯一差别，就是前者用硫取代了后者氧气的位置。

这项近代的理论还适用于其它更为复杂的合成反应，其中被植物所还原的不但有二氧化碳中的碳，而且还有硝酸（硝酸根离子）中的氮以及硫酸（硫酸根离子）中的硫。在这几种情况中的光化学反应，即水的分解，仍都相同。唯一的不同之处，在于产自水分子的电子和氢离子的使用方式，也就是在于纯化学过程的不同。作为一个例子，我们不妨对在蛋白质的合成中半胱氨酸的生成写出一个化学式如下：

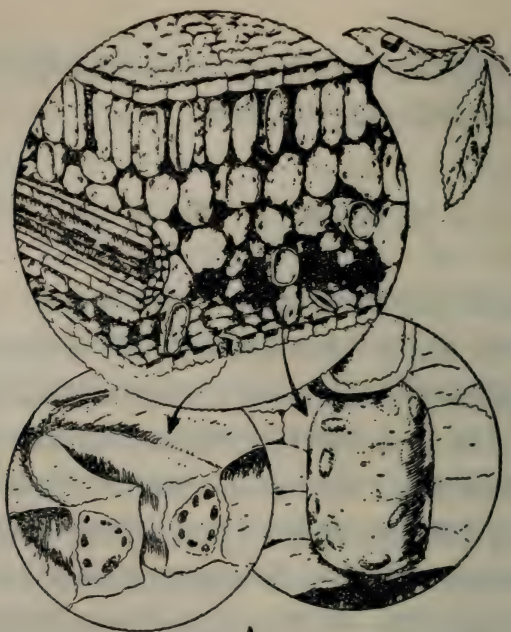


即使这项理论标志着在认识上大大地前进了一步，可是它还没能考虑到由某些磷化合物所起的非常重要的作用。至

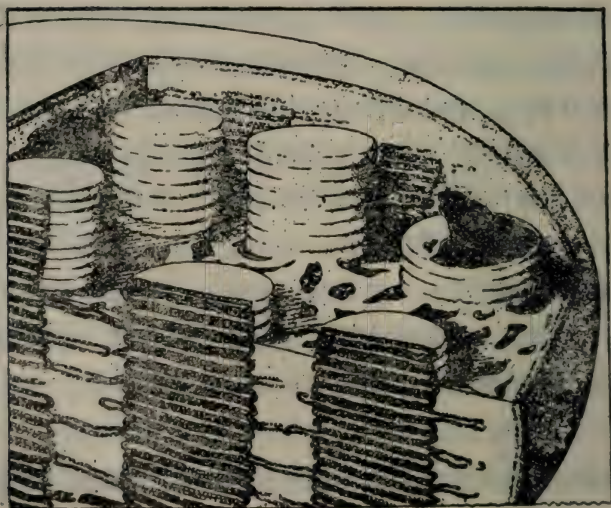
于为什么在所有具光合作用性能的细胞中都必须有叶绿素的存在，也还没有从中得出任何解释。

植物解剖学简介

植物中所有含叶绿素的部分（一般都呈绿色）都有光合作用的能力。在大多数的陆生植物中，叶子是进行光合作用最重要的器官。图 5 显示出一片叶子的内部结构。在上面圆圈中的剖面图，示出了在叶子内里的细胞如何疏松地互相连接，其间留有充满空气的大空隙。可是在叶子最外一层的细胞间却紧密无隙，只在所谓气孔的地方属例外（气孔之一示出在该图左下方的圆圈中，对它以后还要谈到）。叶子内部的空气通过这些气孔与外界的空气交流，使二氧化碳得以摄入，氧气得以放出。在右下方的圆圈中是把叶子内部的一个细胞再度放大后的图象。在它内部可以见到一些长圆体，它们就是叶绿体，起光合作用的叶绿素就位于其中。用普通的光学显微镜研究叶绿体的内部结构还嫌不够，要用电子显微镜（用电子束代替光线）才行（图 5 B）。在图版 2 和 3 中显示出叶绿体的电子显微图象。在图版 2 中可见到一整个叶绿体（最右边还有另一个叶绿体的部分）。叶绿体包在双层的膜中，虽然在这张图片中看上去好象只有单层。在叶绿体的内部有许多堆叠的膜，在图版 3 中可以更大的放大倍数见到这些膜的堆叠，称为基粒，这些膜实际上形成密闭、的扁平的囊泡，称为类囊体。大多数的类囊体是小型的，局限在一



A



B

个基粒中，但有少数却跨越好几个基粒，从而把基粒联接起来。叶绿素和光化学反应都只局限在类囊体膜中发生。在它们之间的间隙里，还有各式各样为光合作用的各个化学步骤所必需的酶和其它物质。

并非所有的叶绿体都有基粒。不妨研究一下图 6 中的小球藻 (*Chlorella*) 并与在图版 2 和 3 中所示的一种水草伊乐藻属的叶子相比较，小球藻生活在潮湿地区的淡水中与地衣或某些种低等动物共生。整个小球藻只有一个细胞，其中大部分为一个大型叶绿体所占据，它围绕着一个细胞核。在此特殊情况中，每一个类囊体都伸展到叶绿体全长的大部分。

图 5 植物叶子结构，用四种不同的放大倍数来显示。A. 右上方是其外部形态。在上方圆圈中示出叶子的剖面，可见到上下两表面的细胞层（在下层中有两个气孔）。在它们之间有光合细胞，彼此间有充裕的空隙。在上面的圆圈中，左边的长管就是维管束（输送结构），已被剖开。它的功能有点象人体的血管。在左下方圆圈中示出了一个高倍放大的气孔，右下方圆圈中则是叶子内部的一个细胞的放大图。在细胞内部可见到叶绿体。吉利斯皮(E.L.Gillispie)画，引自邦纳(J.Bonner)和高尔斯顿(A.W.Galston)：“Principles of plant Physiology”。B. 一个叶绿体（示出其一部分）经切开后使一个剖面向读者。在这一剖面上可见到一层层被切开的膜，其形态就同在图版 2 中真实的电子显微图片所示的一样。图中已把双层包膜部分地切去以显示其有叶绿体基粒的内部结构，每个基粒都包含一叠扁圆形囊泡，称为类囊体。其中有几个类囊体业经剖开，露出其粒状蛋白质分子的内表面。至于叶绿素分子，也是膜的一部分，但太小了，还看不见。引自杜普罗(E.J.Du Praw)：“Cell and Molecular Biology”

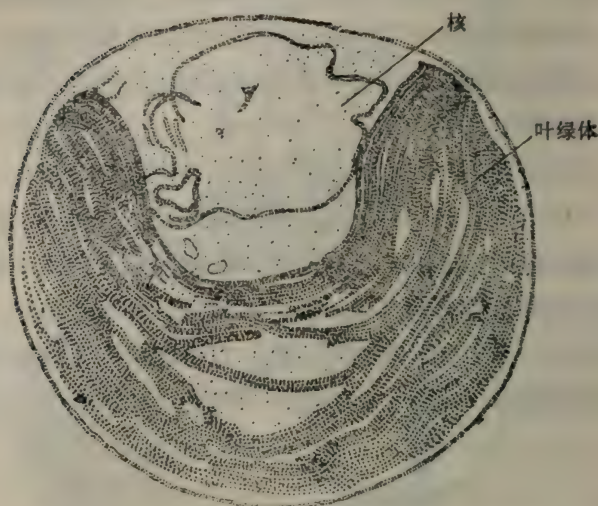


图6 单细胞的小球藻 (*Chlorella*)。它生活在潮湿环境的淡水中，而与地衣及某些种低等动物共生。它也分布于全世界的许多实验室，因为它是进行光合作用实验的好材料。此图示出有一个大型的杯状叶绿体占据了细胞的大部分，部分地包围着细胞核（在图的上部）。其中的类囊体并不组成为基粒。在叶子的叶绿体中有时也见到类似的情况。引自特里哈恩 (R.W.Treharne)，梅尔顿 (C.W.Melton)，和罗佩尔 (R.M.Roppel)，*J.Mol.Biol.*, 10, 57—62 (1967)

叶绿素分子的性质

叶绿素的化学组成见图7所示。它的分子由五个小环联成一个大环。在大环的中央有个镁原子。总共形成一个大小为 1.5×1.5 毫微米的扁方块。这个方块还拖着一条由碳原子联成的“尾部”，据信是用作为一个柄或柱，使这个分子在植

物中作合适的安顿。在环状系统中的各原子间有许多双键。这就有可能循着大环作这样的排列，使每隔一个单键就有一个双键。象这样一种键的布置系统称为“闭合共轭系统”。也就是这个系统，为这个分子提供了两种重要的性质：使之有大的吸光能力（图2）以及大的稳定性。如果通过加热或加酸等法使分子变性，则“尾部”、镁原子以及某些外围原子就会脱离，可是那个环状系统却仍能保持，即使象在石油那样的古老化石物质中仍巍然不动。

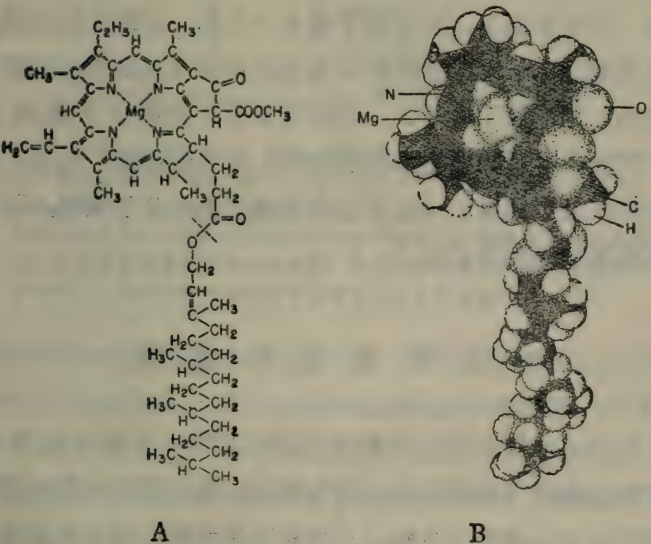


图7 A.叶绿体a的化学结构式。这种分子包含一个1.5×1.5毫微米的扁方块和一个2毫微米长的“尾部”。B.这种分子的模型。引自莫尔(H.Mohr):“Lehrbuch der Pflanzenphysiologie”, 1969, 根据克罗伊茨(W.Kreutz), 1966所作的模型

在我们的红血色素即血红蛋白和在以下要讲到的各种细胞色素中,存在着一种与叶绿素相似的环状系统。那些分子也有个大环,但在大环的中央却不是个镁原子,而是个铁原子。

实际上却并不象在结构式中所示的那样有固定的双键。如把这些双键用其它十一种可能有的方案来画也同样地好,只消使每一个原子都有相同的价数就行。这些种不同的结构式,用化学的语言来说,就是为同样的分子所作的不同的“字”。其所以画出许多共轭的双键,只不过是表示出有“松散”的电子(π 电子)的一种方式而已。这类电子并不属某一特定的原子,而是属于整个分子的。对现实的最佳直观法是把 π 电子看成为在环状系统的每侧(在纸平面的前面和背面)都形成了电子云。当有许多个叶绿素分子靠得很拢,就象在活着的植物中的那样时,电子云就融汇起来。这样的话,就应把每个 π 电子当作为属于整个分子集团,而不仅仅是属于某个分子的。

叶绿素分子的能级

在图 2 中所示的叶绿素 a 的吸收光谱中,不难看出有两个主峰。在以下的讨论里,对在每个主峰的短波一侧的次峰暂置诸不论。这两个主峰,一个在蓝光波段,另一个在红光波段中,对应于分子中的两个能级(见图 8)。向上指的箭头代表光子的吸收以及分子从基态到一个较高的电子能级的“激发”。这些箭头终止之处要比各个电子能级略高。这说

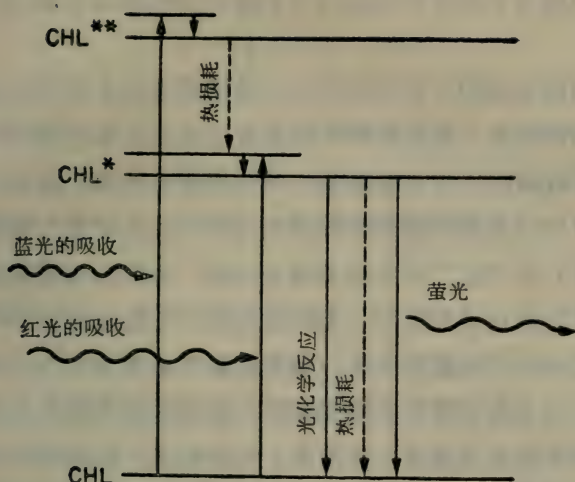


图8 叶绿素分子的能级。吸收一个蓝光光子，叶绿素分子就从基态Chl跃迁到第二受激态Chl^{**}。它再通过电子能转变为热能而跳到第一受激态Chl^{*}（它也可以通过吸收一个红光光子直接到达）。这个分子最后通过光化学反应或热损耗或发出荧光借以放掉能量后又回到基态。虚线代表能量变为热能而耗散。还有几个可能性较小的能级这里并未画出，相应于在叶绿素吸收光谱中的不太突出的次峰（图2）

明光子另外还增大了分子的振动能（其确切的量取决于所吸收的光子的波长）。这种振动能迅速地以热能的形式失散给其它分子。这由短的向下箭头表示。如果分子已经吸收了一个蓝光光子，从而使它跃迁到了较高的受激电子能级的话，则额外的能量就会迅速地转变成为振动能。结果是在吸收了光子之后的一段极短的时间内（大约只有十亿分之一秒或0.000000001s）分子就已下降到较低的“红光”电子能级，不论它所曾吸收的光属哪一种。这个能级的寿命也不

长，但是分子却有可能以几种不同的方式放出它其余的能量。

回到基态的一种可能的方式是把能量的主要部分作为光子而释放出去。这意味着叶绿素重行放光，也就是发出荧光。在此情况下也有些能量作为热能而损耗掉。因此，荧光光谱（也就是所辐射的光的波长分布）的高峰要比吸收光谱（图2）的“红”峰的波长要长一些。如把叶绿素从植物提取出来溶解在诸如乙醚一类的溶剂中，所吸收的光子中约有三分之一会产生荧光光子（荧光的量子效率为三分之一）。如把叶绿素溶液暴露在强光之下，例如放在太阳光之下，则可看到有红光从溶液中发出来。与此相反，在活的叶子中，叶绿素的荧光是如此之弱，以至需要用特别灵敏的仪器才能把它检测出来。植物要是把它所吸收的光子的三分之一都变为荧光辐射，它就会丧失掉相当大一部分的能量。因此在活的植物中所吸收的光子只有一小部分才产生荧光光子。大多数能量丰富的叶绿体分子都通过化学反应消耗它们的能量。

现在让我们回到氧化-还原反应。假设有两个化合物A和B，分别能够摄取和释放电子。当一个电子安顿在A分子上时，它拥有比当安顿在B分子上时较低的能量值。只要“道路无阻”，这个电子就会从B分子转移到A分子上去。可是，它如要朝相反方向转移，其困难的程度就好比一滴水要从瀑布下往上跳回去一样。这里不妨借作图加以说明，其中的A和B处在不同的能级正好象在第21页中所讲到的醌和银离子所处的一样，即：



让我们进一步假定在一个叶绿素分子中有个电子在吸收了一个光子之后，已经跳跃到能量丰富的“红光”受激能级上，比B还“高”。与此相反，处于叶绿素的基态中的电子却比A“低”。

于是有以下一系列的事件可能发生（图9）：当叶绿素分子吸收一个光子时，有个电子就从基态被提升到受激能级上。从这个受激能级它就完全脱离叶绿素而转移到一个B分子上去。这样使这个叶绿素分子被氧化，同时在其内部就有一个空缺可以接纳另一个新的电子，它来自A分子，进入到叶绿素分子的基态之中。这个过程的净效果就是使一个电子从A分子转移到B分子上。该电子靠消耗所吸收的光子能量来增加它的能量。于是，叶绿素分子的作用就好象是台电子泵。

要是电子可以直接从B流回到A去，结果就不会有什么化学反应可言了。这样的话，全部的光能都会转变成为热能，地球上也就不可能会有什么生命出现。这就是为什么那些参与这个光合过程的分子必不能自由自在地在溶液中浮游，它们作为细胞结构整体中的一部分，或者更精确地说，处于叶绿体的类囊体膜之中，其秩序必须非常精确。通过这套分子的机器，电子就受到一种特定方式的导引，就好象在水力发电站中水流被导引经过水轮机而不是成瀑布自由下泻那样。

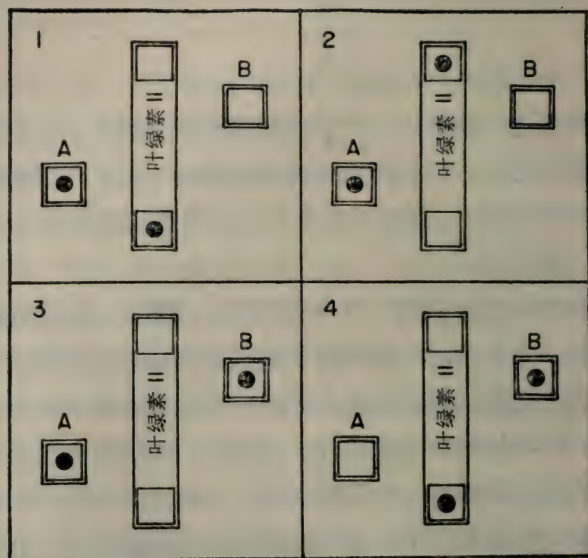


图 9 作为一台电子泵的叶绿素分子。每个内方匣代表一个电子的可能位置（或者勿宁说是能态），每个外方匣代表一个分子，黑点则代表电子。方匣的高低代表电子能量的多寡。A是个比B在还原性上较弱的分子。如果A是“空的”（也就是被氧化了的）而B充有一个电子（即还原的），这个电子就有从B“落到”或“流向”A的趋向，从而使B被氧化，A被还原。但要把电子朝相反方向转移，就有必要借叶绿素分子之助而把它“提升”上去。后者有两个不同的方匣（也就是两个不同的能态）为电子活动之用。在底部的属正常情况，底部的方匣被处于基态中的电子所占据（1）。如果电子被一个光子所击中，它就有可能被踢进顶部的方匣中，就是说分子转变为受激态（2）。如果B匣是空虚氧化了的，这个电子就可以流进B中（3）。此时的叶绿素分子需从A再次摄取一个新的电子放进底匣，从而回复到初始状态（4）。为了简化起见，只示出叶绿素分子的几个受激能态中的一个

类胡萝卜素

光合作用装置的严谨组织和能量的精确渠道，从另一个观点来看也很重要。为了了解这一情况，需计算一下光子的能量相当于多少热量。一个波长为450毫微米的光子所拥有的能量，如假定可以集中到一个原子中去的话，其能量值相当于把该原子的温度升高20000℃稍多一点所需要的热量。如果这个原子碰巧是个氢原子，则不妨说这项能量相当于该原子在每秒23公里的速度下所拥有的动能。一台机器譬如说一台马达，如果出了毛病使其转速不合规定的话，它就会因过热而烧毁。同样也不难想象，如果光子的密集的能量取径不当的话，那么牢固的叶绿素分子以及光合机器的其余部分也可能受损。在正常情况下，光子能量并不全部以变成热能而告终。但如叶绿素所吸收的是蓝光（这在来自太阳和天空的自然光中是大量的），则能量

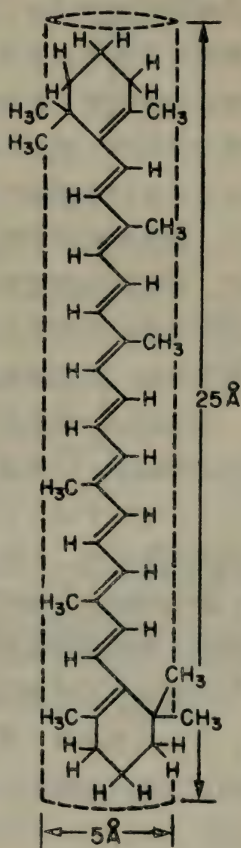


图10 β 胡萝卜素的分子结构

必须从高的受激能级下降到较低的能级。这意味着只有三分之二的能量保留为电子能。有些叶绿素分子还可能达到第三种受激能级,即三重线能级,在图8中没有画出来。这种情况特别危险。因为分子在此状态下就很容易遭到氧的袭击。所以关键在于须把“电子泵”用不完的多余能量迅速地送走,分布到许多其它分子里去才行。据信有一类存在于叶绿体中的称为类胡萝卜素的物质,在这方面起着关键的作用。有些种缺少类胡萝卜素的不正常突变型的植株(就好象某些色盲的人从出生以来就缺少某种视色素那样),其种子虽然能照常发芽,但其幼苗由于光照后会使叶绿素光致氧化之故而迅速死亡。还有那些在遗传上已适应于弱光光照的植物,例如生长在阴暗森林中的草本植物,如果把它们暴露在强光之下,也都会受伤,其原因也在于缺少类胡萝卜素之故。

最重要的一种类胡萝卜素就是 β 胡萝卜素。它的分子式示出在图10中,不难看出,这个分子象叶绿素分子一样,也含一个在碳原子间有单键和双键交替存在的共轭键系统。有些种类胡萝卜素,如叶黄素,在碳和氢原子外还含有氧原子。在本书的其它章节里还会讲到类胡萝卜素。胡萝卜素和类胡萝卜素的名词出自胡萝卜(*Daucus carota*),是因为在它的根里含有大量这类物质之故,其中 β 胡萝卜素尤其丰富。所有的类胡萝卜素都呈黄色(黄油、蛋黄中所含者)或橙色到红色(胡萝卜、番茄、桔皮中所含者)。

电子输送泵

在离题讲了一番类胡萝卜素之后，让我们回到光合作用过程和叶绿素所起着的电子泵作用上来。不妨把前面所讲过的电子泵用图11的简化符号来表示。直线箭头代表电子如何从A“泵送”到B，波形线箭头代表光能入于“泵”中。在叶绿体中共有两种类型的电子泵，记为EP I和EP II。两者都含有叶绿素a，但它们以不同的方式与其它分子（蛋白质）相联结，因而在吸收光谱上彼此不相同。在这两种情况下，A和B都代表两种不同的化合物。

以EP I而论，A可能是个称为细胞色素f的含铁蛋白质。其对应的化合物B是铁氧还蛋

白（ferredoxin），它也是一种含铁蛋白质。在EP II的情况下，物质A是一种尚未分晓的含镁物质，B可能是一种醌，属于早先所讲到过的那种醌。事实上，在叶绿体中有好几种

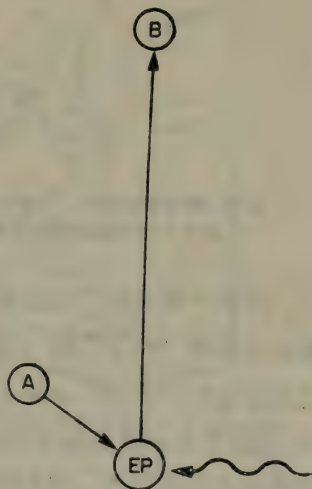


图11 电子泵（EP）获取能量（波形线箭头）并用来把电子从物质A泵送到物质B中。这些电子所含的能量当它在B中时要比在A中时的为高。这个符号系统也用 在图 13和16中，它以一种更为简单的方式表达出与图 9 相同的情况

醌。这些所谓的质体醌与简单醌的不同之处，在于它有一个“尾部”或“桩”，它可以使这种分子固定在正确的位置上（图12，并参看叶绿素分子的“尾部”）。

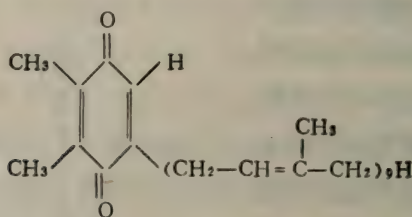


图12 质体醌的结构。在所示的这种醌的分子中，在其“尾部”共有九个单元。但其它种的醌也可以有不同数目的单元

两种“电子泵”都以串联的方式相联，如图13所示者。电子总是要“向下”流（丧失能量），除非有光能借“泵”之助把它们“提升”上去。除了在图中所提到的各种物质之外，这些电子还要流经一种细胞色素，可能就是一种称为质体蓝素的含铜蛋白质。它们最终被NADP（是磷酸尼古酰胺腺嘌呤二核苷的简写）所俘获，NADP的结构式示出在图14中。据信还有其它物质参与电子的输送。但为了简化起见，此处一概予以从略，因为为了了解主要原理，不一定需要讨论它们。

当电子在EP II处离开水分子时，水里的氧原子就转化为游离氧，同时它的氢原子成为氢离子。当这些电子最后终止在NADP上时，NADP同时也消耗掉氢离子的一部分。于是净结果为：



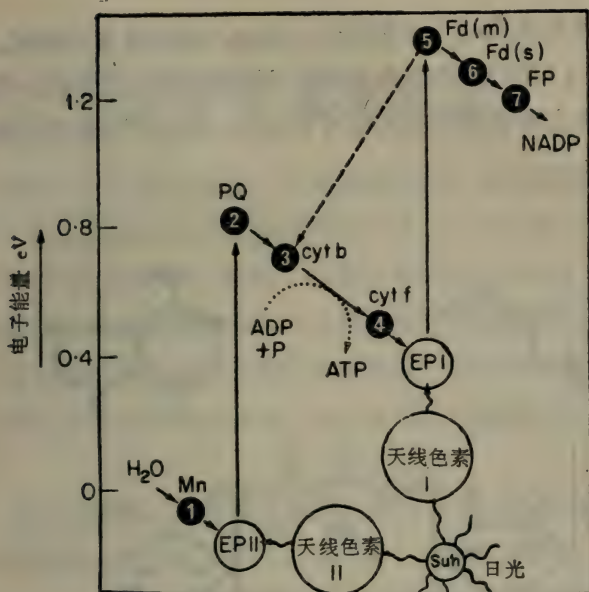


图13 电子通过两个串联的光动电子泵从水分子输送到NADP。在两光化学系统 I 和 II 中, EP I 和 EP II 代表两种起着泵的作用的叶绿素 a, 它们通过天线色素以获取光能(波状箭头)。直线箭头代表在不同的分子种类之间的电子通道。虚线箭头代表电子输送循环中所取的另一条路线(第44页)。点线箭头则代表磷酸化作用(留在后文讨论, 磷酸记为P)。在这条电子输送链中的各种物质为:

Mn: 一种含锰的未知物。

PQ: 质体醌。实际上在叶绿体中有好几种醌, 但它们之间的相互关系尚未分晓。

cyt b和cyt f: 分别为细胞色素b₆和细胞色素f, 它们都是蛋白质, 含有一种与叶绿素相似的色素部分, 但把其中的镁原子代之以铁原子。事实上在高等植物中有四个不同种类的叶绿体细胞色素。还有一种叫质体蓝素的含铜蛋白质可能也在电子输送中起作用。

Fd (m): 结合在膜里的铁氧还蛋白, 这是一种含有硫键铁的蛋白质。它部分地与含叶绿素的类囊体膜相结合。

Ed (s): 可溶性铁氧还蛋白。这种分子能自由扩散, 把电子从膜带到膜间的空隙里。

FP: NADP还原酶。这是一种含有黄素(维生素B₂)的蛋白质, 即黄素蛋白。当水分子丧失电子时它产生氧气(从植物放出)和氢离子。后者的一部分同电子一道在NADP的还原过程中消耗掉。

能量纵坐标尺上的零点人为地定在水分子的能级上; 此尺可与图16的标尺直接作比。能量单位为电子伏特(eV), 它在图4中也用过。一个电子如从一只1.5伏干电池的正极输送到负极, 它就获得31.5eV的能量

这应该同化学式(1)(第23页)作比, 它们基本上相似。在化学式(1)和(2)中作为自由粒子而列出的电子和部分氢离子, 事实上都被俘获在NADPH之中。NADPH就是还原的NADP。

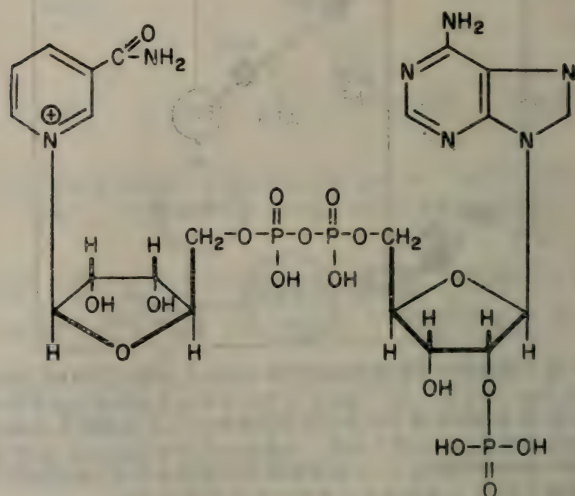
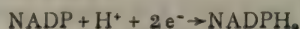


图14 处于氧化状态中的NADP (往往记作NADP⁺) 的结构。这种物质可以借俘获两个电子和一个氢离子而被还原。在此过程中使正电荷以及在左边氮原子处的双键消失, 而氢原子附着到相邻的一个碳原子上。处于还原状态中的NADP记为NADPH。因此这个还原过程可以写成:

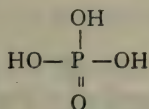


光 合 磷 酸 化 作 用

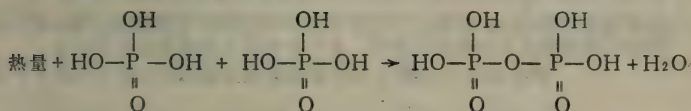
在研究了图13之后，大家不禁要问：为什么只用一只“泵”把电子从水分子直接提升到 NADP 还不够？在两只“泵”之间还来个“下坡的”区段究竟有什么目的？这是否意味着在所吸收的能量中有一大部分作了不必要的消耗？

答案是在表观上所损耗的能量中有一部分实际上派了用场。为了了解这是怎么回事，就得弄清有关磷酸的一些性质。

普通的磷酸，即所谓正磷酸，有分子式 H_3PO_4 。为了示出其结构，更好的是把它写成为：



如把正磷酸加热，就会放出水蒸汽，同时使分子成对地联结起来：



结果所生成的新种磷酸，称为焦磷酸或二磷酸。它易溶于水。在水溶液中它缓慢地与水分子反应而分裂为正磷酸分子同时释放热量，也就是上述反应的逆转。显然，磷酸有可逆性地贮存能量的能力。

活细胞利用一种与此相仿的系统来临时存放能量。我们已经明白，叶绿素分子（图7）和质体醌分子（图12）都附带有“尾部”或“桩”，其作用是防止这些分子到处随机游动。对在细胞中所用的磷酸分子来说，也有类似的“桩”。这使它有可能在受控条件下贮存或释放焦磷酸键的能量。它还可以增加所能贮存的能量。总共有好几种不同类型的“磷酸桩”。其中最重要的一种，也就是在光合作用中所用的一种，是腺苷。腺苷含有联结在核糖上的“氮基”腺嘌呤（图15）。

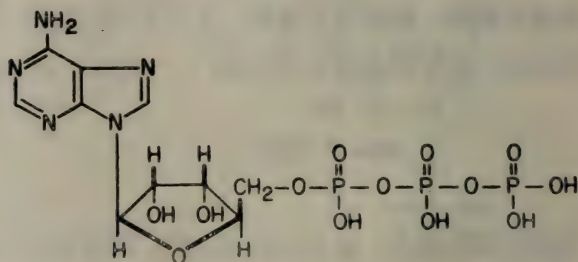
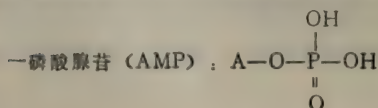
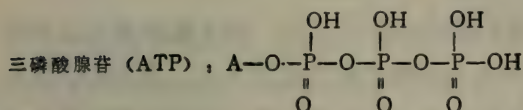
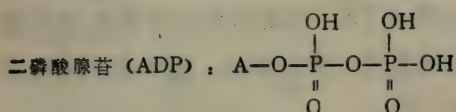


图15 ATP（三磷酸腺苷）的结构。这种分子含有腺嘌呤（上方含有氮的环状系统）、核糖（下面含有氧的环）和三个磷酸基。与此对应的不含磷酸的化合物称为腺苷。含一个和两个磷酸基的分别称为一磷酸腺苷（AMP）和二磷酸腺苷（ADP）

如把腺苷的结构式简写成为 A—OH，则对它的这些种带有磷酸基的化合物不妨写作为：

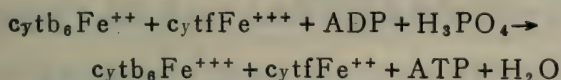




如上所示，腺苷可以跟一个、两个或三个磷酸基相联结。由于它们的化学名称长而复杂，故通常在实用上采用 AMP, ADP, ATP 等简称。关于 AMP 留到下章再讲。ATP 显然比 ADP 多含一个高能磷酸键。

在图13中所示的电子输送，以某种还没有完全清楚的方式，伴随着 ADP 和正磷酸合成 ATP 和水的过程。

作为一个例子，不妨比较详细地看一下在各种色素之间电子的输送情况。一个细胞色素分子，含有一个作为“桩”的蛋白质部分和一个与叶绿素相仿的环状系统。在此环状系统的中央有个铁原子（代替叶绿素环状系统中的镁原子）。也就是这个原子，使它能够可逆地与电子相结合，即有时氧化，有时还原。对此，不妨用以下的化学式写出从细胞色素 b_0 输送电子到细胞色素 f 的过程：



在此反应中电子在从细胞色素 b_0 “下降”到“较低的”细胞色素 f 时失去了能量。这项能量的大部分被贮存在 ATP 中新的磷酸双键之中。在电子输送链中的其它部位，

也可能以相似的方式生成 ATP，但是学者们对于这些部位的确切位置和数目还没有取得一致的意见。也许在这方面并不是所有的植物都完全一样。

由于有些能量贮存在 ATP 之中，使光能转变为化学能相当有效。已知还有不少种类的光化学反应，包括自然的和人工的，但哪一种都比不上光合作用有那样高的贮存能量的效率。

看来似乎在某些条件下，植物有可能关掉 EP II 而只让 EP I 把电子“提升”到“下坡”的坡顶上（在诸细胞色素之上），而不是把它们输送到 NADP^+ 上去。这些电子然后在一条闭合回路中循环。虽然仍然产生 ATP，但是既不产生氧气，也没有 NADPH。这个过程称为循环磷酸化作用。

在人、动物、植物和细菌呼吸作用的生化过程中，电子也沿着一条电子输送链而运行，其情况与以上为光合作用所作的描述极为相似。这条链也涉及各种细胞色素，并且也从 ADP 和磷酸生成 ATP 和水。主要的不同在于在光合作用中电子从水分子（它被氧化而产生氧气）输送到 NADP^+ ，而在呼吸作用中它们从 NADPH（以及类似的化合物）输送给氧气（它被还原生成水）。在呼吸作用中电子一直走“下坡”。这一流动最终也是间接地由光合作用的“电子泵”所输送。

光 合 细 菌

有光合作用的细菌（图45）都是原始的生物，它们的光合作用属于一种比以上所讲的更为简单的类型。最重要的差别在于缺少一只氧化水分子的“泵”，因此就不会放出氧气。相反，这类细菌的电子却得自硫化氢和其它比水“高”的化合物，也就是说，这类化合物的电子所拥有的能量已相当地高，足以使它们不再需用“泵”了（图16）。

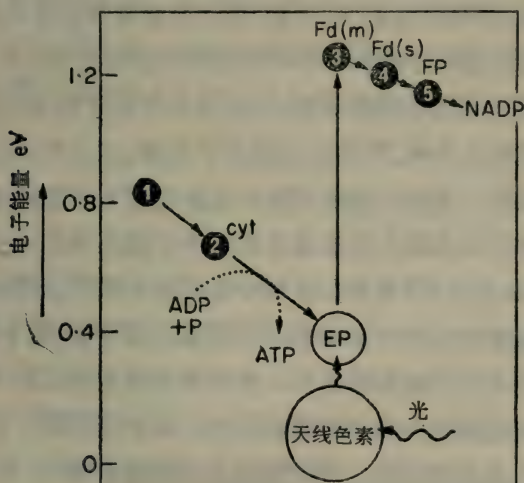


图16 在光合细菌中电子的输送链。其中把电子源(还原剂)记为1，不同种类的细菌有不同的源；它可以是硫化氢 (H_2S)、硫 (S)，或某种有机化合物。EP为电子泵（有光化学活性的细菌叶绿素），它从天线色素（细菌叶绿素和类胡萝卜素）获取能量。除了这条电子输送链之外，细菌还进行循环性的电子输送以循环磷酸化作用，可能由另外一只电子泵输送。进一步的说明见图13

在此情况下也生成ATP。但细菌用NAD而不用NADP，NAD有相似的结构但少一个磷酸基。硫化氢的氧化比起水的氧化来是桩轻松的事。不妨设想，在地球表面上最早进化出来的光合作用的类型，属于只用一只单级“电子泵”输送电子的类型。这类细菌群落在相当长的时期内，在原始的水中旺盛地繁衍，只要有充分的硫化氢和其它易被氧化的物质供应就会如此。只有当这类物质告罄时，在生物之间发生生存竞争，才让那些能够对在能量标尺上越来越“低”的物质加以利用的生物取代了优越地位。最后，有的细菌细胞进化出借助一只辅助性的、特殊改良的“电子泵”使之有能够氧化水的能力。这一关键性的进化必然导致各种植物爆炸性的发展，然后进一步导致其它类型生物的发展。也就是由于有了这项进化，电子的来源就取之不竭，其供应也就有了保障。当大气中的氧气越来越丰富时，为光合细菌所需的光合物质大多数都遭到了破坏，从而使这类微生物被逼进到现今少数狭窄的小生境之中。至于在陆地上，要等到在大气中有足够的氧气以阻止来自外层空间的有危害性的辐射时，才能够出现生物(第8章)。

除了NAD还原系统之外，光合细菌还有第二只“电子泵”，用来运转那个循环磷酸化作用，其情形跟眼下在藻类和植物中所发现的相似。很可能这是一种最古老的光合系统，后来被所有各种光合生物保存下来了。由于细菌不需进行亟需能量的氧化水的过程，因此它们就有可能去利用那些波长长得多的辐射（也就是能量较低的光子），而在较高等植物中就无此可能。其色素系统也已适应了这种情况。在

细菌中已经进化出好几种不同的叶绿素，它们的吸收光谱高峰位于700—900毫微米之间。有些菌种在这方面还很趋极端，因为它们具有位于1030毫微米处的色素峰，从而使它们得以开发大气光源中的另一个“窗户”，而不同于其它生物（大气中的水和水蒸汽能吸收在940毫微米附近的人射辐射，见图90）。

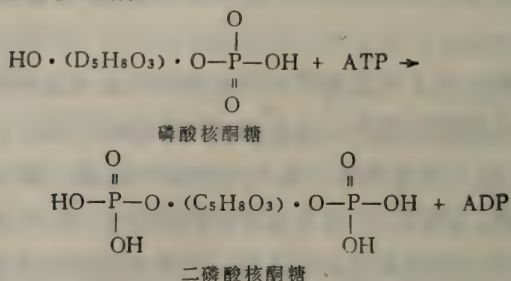
在不多几年前，还发现了对所有光合细胞都必须含有叶绿素这一论断令人惊讶的例外。盐生盐杆菌 *Halo bacterium halobium* 既不含叶绿素，也不含细菌叶绿素，更不含任何相类的色素，然而它仍有进行光合磷酸化作用的能力。它所凭借的是一种猎取光子的色素，它是一种跟视色素视紫红质（参阅第104页）极为相象的有色蛋白质。

二 氧 化 碳 的 同 化

植物凭借它所产生的ATP和NADPH把二氧化碳转化成碳水化合物和其它有机物质。这个转化作用是通过一系列生化反应而完成的，其间并无光的直接参与。每一步反应通常都由一种特殊的酶（蛋白质）催化而发生，没有它们就不会起反应。这些种酶据信都位于叶绿体膜的夹层中。反应的序列异常复杂，在这里只能略述其梗概。在未深入讨论之前，应当指出：NADPH并不能直接把二氧化碳的碳还原成为碳水化合物的碳。这是因为以电子能而论，碳要比NADP“高”些。但植物却以一种神奇的方式，利用贮在ATP中的能量

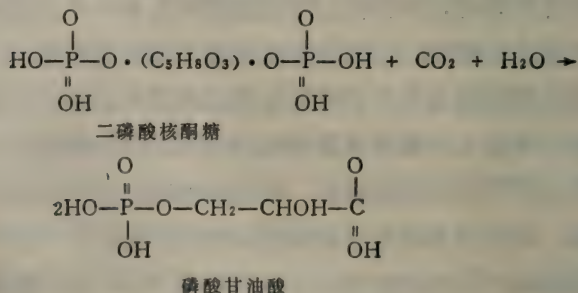
来完成这个本来是不可能发生的还原过程。

在叶绿体中，存在着一种糖（核酮糖）与磷酸的复合物，叫做磷酸核酮糖。核酮糖的分子式为 $\text{HO}(\text{C}_5\text{H}_8\text{O}_3)\text{OH}$ 。磷酸核酮糖经过与 ATP 的反应，又多取一个磷酸基，生成二磷酸核酮糖：

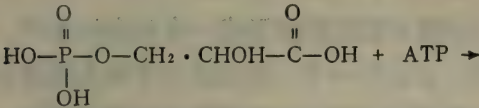


这意味着与 ATP 相结合的能量有一部分转移到糖上去了。磷酸核酮糖并没有从正磷酸 (H_3PO_4) 获取磷酸基的能量，这是因为这类磷酸缺乏所需的能量。在以上所勾划的反应中有 ADP 的生成，它很可能在光合磷酸化过程中再被利用。

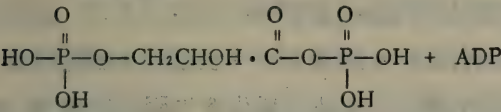
下一个反应步骤是通过二磷酸核酮糖与二氧化碳和水的反应产生磷酸甘油酸，使二氧化碳真正固定下来：



不妨以另一种方式说磷酸甘油酸含有从 ATP 取得了额外能量的二氧化碳。在下面的反应步骤中进一步从 ATP 取得更多的能量：

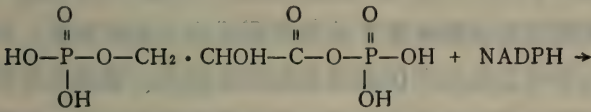


磷酸甘油酸

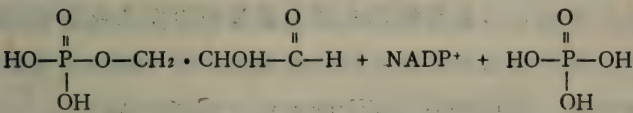


二磷酸甘油酸

于是汇聚了如此之多的能量，使得借 NADPH 之助就能够发生还原作用：



二磷酸甘油酸

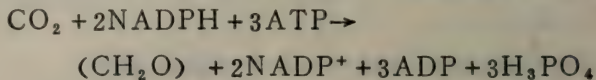


磷酸甘油醛

正磷酸

结果使一方面生成了 NADP⁺，另一方面在正磷酸与甘油醛之间形成了一种化合物。甘油醛本身的分子式为 HO—CH₂—CHOH—CHO 或 (CH₂O)₃，它是一种最简单形式的碳水化合物。再经过各式各样的转化，从它又衍生出其它各种碳水化合物。当从简单的碳水化合物分子结合起

来形成较复杂的分子时，必需有磷酸键以提供所需的能量。在发生这种反应时，就会释放出正磷酸来。所合成的碳水化合物有一部分为制造新的磷酸核酮糖之需，从而使过程得以继续下去。这样，这些反应过程就形成一个闭合的循环。这个循环每运行一周，就会有一个二氧化碳分子进入到碳水化合物的仓库中。所有这些个反应的净效果不妨写成为：



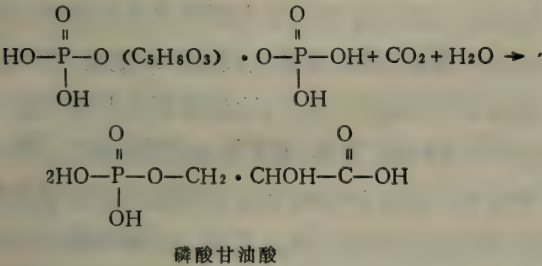
这个反应序列，其中使二氧化碳先固定在磷酸甘油酸内，然后作进一步的处理，是在二氧化碳的同化作用中最为普通的类型。在下节中还要谈一种改进的类型。细菌所采取的反应也各有不同。如同上面讲过的，不但有二氧化碳，而且还有硫酸根和硝酸根离子被还原而同化为生物物质。高能磷酸键的有用之处还不仅表现在还原作用上，它还作为把许多小分子联结成为大分子的反应所需的能量供应所。从糖形成纤维素和从氨基酸形成蛋白质等可以作为这些反应的例子。在叶绿体内部蛋白质的合成至少有一部分与光合作用紧密相关，其程度决不亚于碳水化合物的合成。

在上页的最后一个化学式与在第23页上所勾划出来的不太完整的理论中的化学式（2）相当。化学式（2）并没有示出磷酸基转化作用，电子和氢离子也都写成为游离的，事实上它们与 NADP^+ 相结合。按照上页所写的化学式，再生的 NADP^+ 、 ADP 和正磷酸当然是一再使用下去，用来输送电子、氢离子和磷酸基。如作为一个整体来看光合过程，这

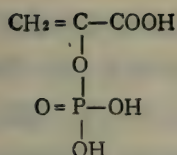
些物质只起着催化剂的作用，因为对它们来说，既不消耗，也不产生。因此在光合作用的净的化学式中就见不到它们。

光呼吸作用与 PEP-羧化作用

那种对从二磷酸核酮糖和二氧化碳形成磷酸甘油酸起催化作用的酶，称为二磷酸核酮糖羧化酶或称羧基歧化酶。经研究，看来这种酶在好几个方面都是一种原始的且是“老式的”酶。且不说别的，它的效率就不太理想。植物为了弥补这一缺陷，就大量地制造它，因而它可能是自然界中最为丰富的一种蛋白质。羧基歧化酶似乎对现今的大气已不太适应，但它跟氧气较少而二氧化碳较多的大气适应得比较好。事实上当这种酶在现今的地球大气（其中大约有21%的分子是氧气，二氧化碳分子大约只有0.03%）中工作时，氧分子强烈地与二氧化碳分子争夺这种酶分子上的催化部位。结果，除了发生下面这个有用的结合二氧化碳的反应



之外，还发生下面另一个耗氧的显然是浪费的反应：



经过一系列涉及到 ATP 和 NADPH 的反应之后，PEP 被重新组成，同时把 CO_2 交付给羧基歧化酶。

其后果是 ATP 和 NADPH 的能量被用来“泵送” CO_2 ，从而增加它在羧基歧化酶的催化部位的有效浓度，使之与来自 O_2 的竞争相抗衡，借以使光呼吸作用降到一个无足轻重的水平。 CO_2 与 PEP 的早期结合，发生在除永久固定型以外的其它类型的细胞中和叶绿体中。凡是有这种特殊机制的植物，可以借显微镜检查叶子认出它来。属于这类“高效植物”（几乎没有光呼吸作用， CO_2 固定于 PEP）的例子有玉米、甘蔗、苋属植物和百慕大牧草等。它们在强阳光下同化 CO_2 的能力可比象菠菜、小麦、水稻和菜豆一类“低效植物”的速度高三倍。

天 线 色 素

在以上的叙述中，对那些摄取光能的叶绿素分子以及那些“泵送”电子而参与化学反应的叶绿素分子并没有加以区别。为了简化起见，曾把它们当作同样的物质看待，虽然事实上并非如此。

大多数叶绿素分子只起收取光能的作用，它们把所取得

的能量转送给特殊的“泵分子”。在光合系统和无线电装置之间作个比较,就能看到其间有粗略的平行性。在一架无线电内部有许多电线和许多各有其特殊功能的元件。无线电有根长的天线(现在都以线圈的形式放在里面),它的唯一功能就是收取电磁波(无线电波)的辐射,并把它们输送到接收机中去。叶绿素的绝大部分也起着一种天线的作用,收取电磁波(光波)的能量把它们输送到由叶绿素形成的“泵”中去,但这些泵只占全部叶绿素的百分之一还不到。在所有真正的植物中,“泵”都是叶绿素 a,但在细菌中还用其它种类的叶绿素作为“泵”。绿色植物的“天线”则由叶绿素 a 和其近亲叶绿素 b 所构成。在藻类的分类群中,在天线里还有其它种色素,所谓辅色素。例如在红藻和蓝绿藻中除了几种特殊类型的叶绿素外,还有红色的藻红蛋白和蓝色的藻青蛋白,在褐藻中有类胡萝卜素岩藻黄醇,在绿藻中还有几种类型的类胡萝卜素。在较高等植物的叶绿素中的类胡萝卜素作为“天线”,其效率相当低。它们的功能在第 35 页和正文里叙述。

藻红蛋白和藻青蛋白都是水溶性蛋白质,它们的分子联起来形成象叶绿素一般的東西。可是其中没有镁原子,几个小环也并不圈成一个大环,而只联成一条直链。其结构跟光敏色素(图69)非常相象。

能量怎样通过“天线”传递给“泵”,也就是从一种色素传给另一种色素呢?偏巧由于这个有趣的问题过于复杂,这里只好不讲了。

为什么不是所有的叶绿素都既可作“天线”又可作“泵”呢？即使在强烈的阳光下每个叶绿素分子每秒钟也只能吸收少数几个光子。每个“泵站”必需备有一整套的分子，其中有许多大型的蛋白质分子，如细胞色素、质体蓝素、铁氧还蛋白等。这些分子每秒钟能够处理数以百计的电子。要是对这些分子每秒钟也只使用少数几次，或者在弱光

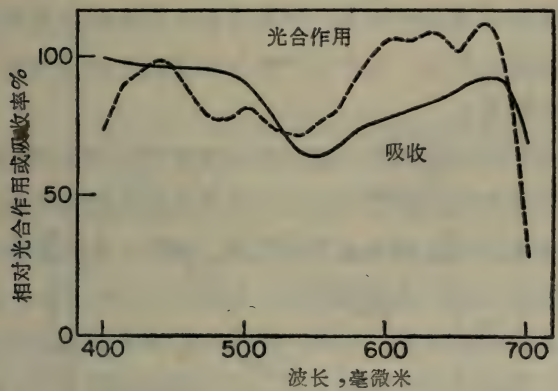


图17 一片豆叶的吸收光谱（实线）与完全光合作用的作用光谱（虚线）间的比较。纵坐标为吸收和光合作用率，横坐标为波长。在EP I和EP II工作效率都高的波长处，光合作用率也高。相反，在700毫微米处的光合作用降为低值，这是因为在此波长处的光线几乎全部耗费在EP I中。在650毫微米处曲线有个低凹。该处的能量被叶绿素b吸收到这样一个程度，使得它大多数跑到EP II里去，剩不了多少给EP I。这使后者工作放慢。在480毫微米处的低凹起因于这样的事实，即在较高等植物中被类胡萝卜素所吸收的光能低效用（或根本没有）在光合作用中。最后在540毫微米处两条曲线都呈低凹。它们对应于不被叶子里任何色素所吸收的绿光，从而使叶子呈绿色。根据贝尔吉 (S.E.Balegh) 和比达尔夫 (O.Biddulph) ,*Pl.Physiol.*, 46, 1, 1970

光照下每分钟只用几次，就未免太浪费了。要是每个叶绿素分子都装备有它自己的一整套完全的其它分子的集合体，那么，被叶绿素所吸收的光子就只占一部分，其余部分都在被其它也带颜色的分子的吸收作用中浪费掉。这好比每个种植甜菜的农庄，都各自建了一座座巨大的制糖厂，使厂房占去很多种植面积，只能在一小块土地上种植甜菜。这除了对厂房的投资造成浪费外，还使大部分日光光能照在厂房上浪费掉，而不是照在甜菜叶子上。要是许多个农庄都把甜菜集中送到一家制糖工厂去，这个工厂和各农庄的土地自然就可以经济地加以利用了。

为什么不同的植物有不同类型的天线和不同的辅色素呢？对一种具有相当厚而不透明的叶子的陆生植物来说，吸收光线的色素的颜色是什么无关紧要。确实，叶绿素吸收绿光不如吸收蓝光或红光那么有效。可是在一片叶子中，通常含有如此之多的叶绿素，使得一半以上的绿光仍然被吸收掉（图17）。因此，在叶绿素之外，就不再需要任何其它的“天线”了。

但绿藻不是单细胞的，就是形成小的细胞群，呈细丝和薄片状。由此之故，每个绿藻只吸收绿光的一小部分。此外，它们往往生活在照明很好的场所：在海洋、湖泊、河流的上层表面或者在露出地面的岩石上的地衣中。它们接受相当充裕的蓝光和红光，因此可以舍得浪费大部分的绿光（图18）。

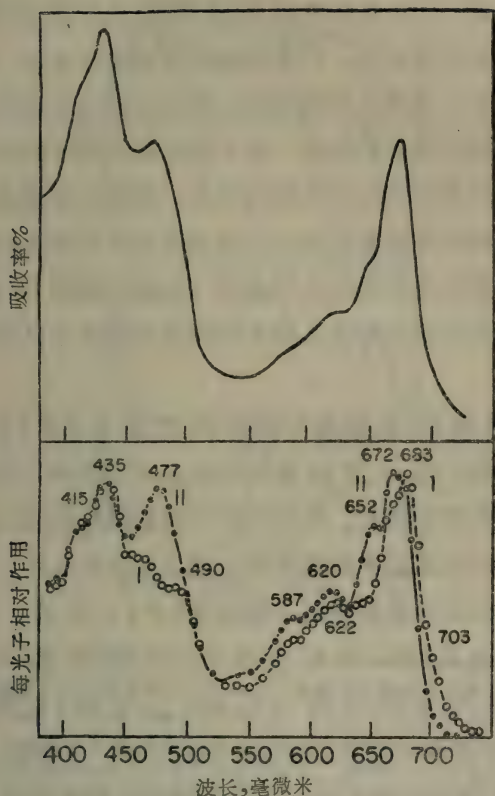


图18 下图：在绿色的小球藻 *Chlorella* (图6) 中 EP I 和 EP II 两只电子“泵”的作用光谱，相当于供能量给这两只“泵”的天线色素的吸收光谱。“天线”包含不同的复合体，其中有叶绿素a和b（在EP I 的天线中主要是叶绿素a），还有类胡萝卜素（导致在曲线II中470毫微米处的高峰）。光谱I和II的相加与此藻的吸收光谱（上图）有良好的对应性。这表明在藻中不含什么对光合作用没有活性的色素。这两张图形由里德 (A. Ried) 教授提供。多叶的陆生植物的对应曲线与此颇为相似，虽然它们不能如此精确地测量得出。可是在这种植株中，由类胡萝卜素所吸收的光并没有充分利用，因而曲线I与II之和，或完全光合作用的作用光谱并不同吸收光谱吻合得如此之好（参看图17）

与此相反，大多数的红藻(如紫球藻)生活在海洋较深处。在任何类型的水中，红光都被迅速地吸收减弱。在淡水和沿海的水中，蓝光也迅速减弱。图19比较了瑞典西海岸海面以下十米深处的光的组成。在十米深处所剩下的日光主要是绿光，叶绿素对它的吸收能力很低。因此对生活在那里的藻类来说，就需要有其它可以有效地收取绿色弱光的天线色素。一种红藻光合作用的作用光谱(在图19底图中的实曲线)，说明这种藻已对进入海水较深处的光有了良好的适应性。

使用特殊的方法有可能分别测量出EP I和EP II的作用光谱，并且用此法可以找出在这两种“天线”中哪些种色素是有活性的。经发现除叶绿素以外的那些色素(即藻红蛋白和其它各种辅色素)都只在天线II中。可是藻类都能把剩余的能量从天线II输送给EP I。因此，后者总是能够赶上EP II，所以完全光合作用的作用光谱就跟单独EP II的作用光谱非常相似。从天线I把剩余能量输送给EP II是不可能发生的事。由此之故，紫球藻在只能运转EP I的纯粹红光中不能够高效地进行光合作用(参照在图19底图中的两条曲线)。但这没啥关系，因为在自然条件下紫球藻从不会暴露在纯红光之下。

在绿色的小球藻(图18)以及陆生植物中，两只“泵”的作用光谱都颇相似。在天线I中叶绿素a以如此的方式结合，使它与天线II中的叶绿素a的作比较，其光谱有朝长波方向移过去的模样。叶绿素b主要发生在天线II中，这件事

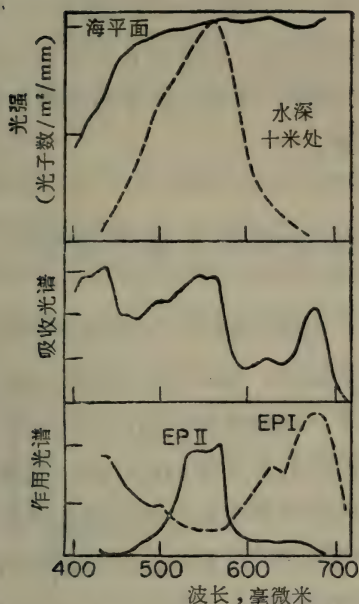


图19 上图：水深对日光组成的效应。实曲线代表在瑞典西海岸夏季阴天海面上不同波长处的光子数目。虚线是在纵坐标上放大五倍后作成的，表明在水深十米处的日光组成。此图由哈利达尔 (P.Halldal) 提供。中图：单细胞的紫球藻 *Porphyridium cruentum* 的吸收光谱。此藻在叶绿素之外还含有藻红蛋白，这使它比小球藻更强有力地吸收绿光。下图：虚线表示在紫球藻中EP I 的作用光谱。其天线含叶绿素a，曲线与小球藻的对应曲线 (图18) 相象。实曲线表示在紫球藻中EP II 的作用光谱。它与小球藻的对应曲线比较，就大不相同。这是因为天线是藻红蛋白而不是叶绿素之故。这条曲线跟完全光合作用的作用光谱非常一致。虽然紫球藻已在海面对该处的光照 (参看上图) 适应得相当好。完全光合作用 (其中EP I 和EP II 都有参与) 的作用光谱跟单独EP II 的相符的原因是天线 II 的剩余能量被转送到EP I 中使得后者的速率永远不能成为“瓶颈”似的限制因素之故。中图和下图是根据弗伦奇 (C.S.French) 和福克 (D.C.Fork), *Proc. 5th Intern. Congr. Biochem.*, 6, 122, 1963

实在图18中曲线Ⅱ上 652 毫微米处的波峰就看得很清楚。在曲线Ⅰ的 477毫微米处缺少象曲线Ⅱ上同样波长处的高峰。这部分是由于叶绿素b，部分是由于类胡萝卜素所致。后者对天线Ⅰ并无供量。

辅助的光生物学过程

在此标题下，我想总结一下光的各种效应，它们虽然并非光合过程主体的部分，但对它有直接的重要意义。

在有的条件下，植物或植物的一部分可以在黑暗中发育。有些种子所贮存的养分是如此之多，使得它的幼苗可以在没有光合作用的情况下存活并生长好几个星期。其它还有可能用人工添加所需的有机物的方法培养它们的例子。以这类方法培养的植物跟在正常光照条件下生长的迥然不同（图 64, 65, 67）。

在有叶子的植物中，从没有在黑暗里发育出叶绿体的。在叶细胞中，发现有其它较小的颗粒，它们缺乏象叶绿体那样典型的膜结构。这些颗粒不但缺乏叶绿素，而且还缺少许多种为光合作用所必需的酶和其它化合物，有的虽可能产生一点，但含量极微。要使这些颗粒发育成为叶绿体，需要光线从多方面的协助。对这种发育的情况研究得最透彻的部分，就是叶绿素a从一种称为原叶绿素的前体的形成过程。当一个在植物内部的原叶绿素吸取一个光子时，它在不到 $1/1000$ 秒钟的时间内，就转化成为一个叶绿素a分子。用化

学术语讲，这个反应是在原叶绿素分子上增加两个氢原子，但这两个原子来自何处尚不得而知。有些植物，包括大多数的藻类，即使在黑暗中也能产生叶绿素。叶绿素 b 很可能是从叶绿素 a 产生的。

纯粹的原叶绿素，并不能在光照下转化成为叶绿素 a。可是，有可能从在黑暗中生长的植物中，提取出一种原叶绿素-蛋白质复合体，这种复合体在光照下就能转化成为叶绿素 a-蛋白质复合体。把原叶绿素-蛋白质复合体纯化后，其

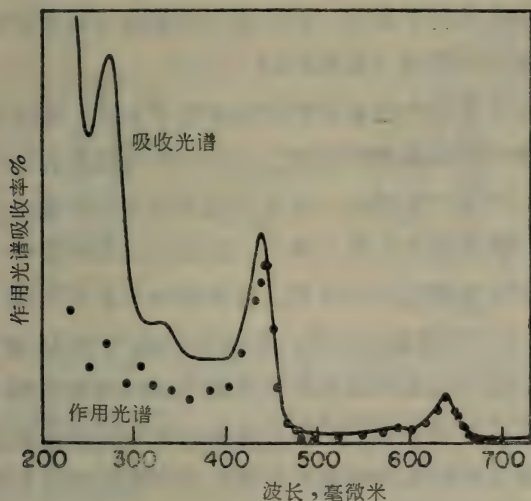


图20 从在黑暗中生长的豆科植株提取出来的原叶绿素-蛋白质复合体的吸收光谱 (实线) 和转化成为叶绿素 a-蛋白质复合体的作用光谱 (点子)。横坐标表示波长。吸收光谱系由肖夫尔 (P.Schopfer) 和西格尔曼 (H.W.Siegelman) 所测量, 作用光谱由作者测量

吸收光谱见图20中的实曲线所示者。对波长超过 400 毫微米的光（即可见光）的吸收作用，取决于这种复合体的原叶绿素部分，但对紫外线的吸收，则大部分由于其蛋白质部分所致。图中的点子代表从它转化为叶绿素a-蛋白质复合体的作用光谱。后者跟可见光的吸收光谱相符，不过在紫外线波段中较低些。因此可以下结论说，只有复合体原叶绿素部分所吸收的光子可以导致叶绿素a的形成，而那些为复合体中蛋白质部分所吸收的光子是无效的。一种叫视紫红质的视色素表现出有相似的性质；只是其色素部分（视黄醛）所吸收的辐射才导致光化学变化；而其蛋白质部分（视蛋白）所吸收的辐射却没有作用（见图43a）。

其它各种光合色素的形成也取决于光照。在某些种红藻和蓝绿藻中不同类型的色素之间的比例乃是光强和光谱组成的函数。在有的实例中，在绿色弱光中生长的藻类产生大量的红色（吸收绿光）藻红蛋白，但在其它光照条件下它们产生较多的藻青蛋白或叶绿素。这些植物似乎还能调节在EP I 和EP II之间能量的分配。象这样的调节机制显然对植物有用，使它更有效地俘获光能而不必动用多于所需的色素。这种由光的光谱组成所引起的色素调整作用称为色适应性。监视光照颜色的色素并非藻红蛋白和藻青蛋白本身，而是它们的前体，据认为是光敏色素（第182页）的类似物质。

如同上文讲过的（图5），叶子内部的空隙通过小气孔与外界的大气相通。二氧化碳经过气孔扩散到叶子内部，氧气和水蒸汽则以相反的方向流出叶外。

植物还可以按照它的需要开启或关闭它的气孔。如果二氧化碳和氧气可以自由进出，则对植物有利。可是如果水分通过气孔跑掉太多，则会使植物萎蔫。因此，植株在对叶子内部空隙的通气必须求其合宜的程度。大多数植物的气孔在夜间关闭，那时不能进行光合作用。在白天它们就开启，除非植株缺乏水分。

当在气孔周围的所谓保卫细胞失水而皱缩时，气孔就闭拢（图21）。这两个细胞如因重新得水而使其内部压力增加，则其大小和形状变动到会使气孔重行开启。细胞保持水

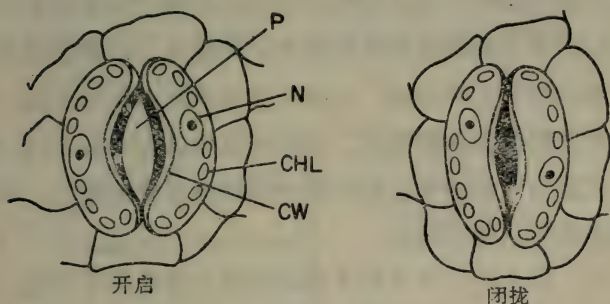


图21 一个开启的和一个闭拢的气孔简化示意图。在气孔的周围有两个活动细胞(保卫细胞)，其中含有叶绿体(CHL)。它们在光照之下能使细胞里的压力升高，其方式如何还没有弄清楚。这两个细胞于是胀大到使得在它们之间的狭缝变成为一个宽孔(P)。CW = 细胞壁，这条线代表细胞壁的一部分，它是刚劲而不易曲折的。当压力升高时，它使细胞弯曲，这是因为对面的细胞壁的弹性较大之故。中央黑色部分是一层角质，起着密封的作用。N = 细胞核。气孔结构在不同的植物分类群间有很大的变异；但以上述的类型比较普遍。由于气孔可以调节，就有可能在二氧化碳与氧气之间作足量的交换，而不使水分有过多的损失。引自德夫林(R.M.Devlin), "Plant Physiology,"

2nd ed., 1969

分的能力，也就是气孔开启的大小，取决于以下几个因素：

1. 植株的含水量和周围空气中的湿度。可资利用的水分越少，保卫细胞的含水量越低，气孔闭拢的倾向就越大。

2. 叶子内部空隙中二氧化碳的浓度。二氧化碳影响保卫细胞的pH值。它们的代谢于是以下述的方式受到影响：即水分的摄取因二氧化碳浓度的降低而得到促进。这个调节机制组成了一个反馈系统，它倾向于把在叶子内部空隙中的二氧化碳浓度保持恒定，并补偿因光合作用而消耗掉的部分。如果其浓度下降到一定数值以下，气孔就会开启，让更多的二氧化碳流进去，直到合宜的浓度得以恢复为止。

3. 保卫细胞无例外地都含有叶绿体，即使植株表面的其它细胞并不含叶绿体。这些叶绿体有能力利用光能，把钾离子泵送到保卫细胞中去。这些钾离子既以纯粹的渗透方式，又因为它们增大了细胞蛋白质保持水分的能力，而增大了细胞保持水分的能力。

4. 以上的机制2和3都促使气孔在光照下开启。在两种情况下有效光都被叶绿素所吸收。由于叶绿素既吸收蓝光也吸收红光，所以两种光都以同样的方式起作用。不过，经发现有的植物的气孔在蓝光照射下的开启程度要比在红光下的大得多，即使所用的是强烈的红光。显然，气孔还受到其它与叶绿素无关的光化学反应的影响。

5. 机制2和4促使大多数植物的气孔昼开夜闭。但象仙人掌一类高度适应于干燥环境的植物的气孔却夜开昼闭。这类植物不能在黑暗中起光合作用，但是它们可以在夜里把

二氧化碳贮存在一种特殊的化合物中。到了白天,借所吸收的光能之助,可以把所贮存的二氧化碳作进一步的处理,虽然那时候气孔是闭拢的。

叶绿体在叶细胞中并不静止不动;它们随着细胞内含物的一般性流动线路流动。此外,它们还能够作它们自己的由光线调节的运动。图22示出了在苔藓植物中叶绿体的行动。在弱光中(左图),它们聚集在平行于植物表面的细胞壁处,并紧密地压在这些细胞壁上。它们以这种方式尽可能多地摄取光子。可是在强光下(右图),它们却聚集到与表面垂直的细胞壁处,使它们的边端朝向太阳照明的植物表面。它们以这种方式使之免遭强光的损害。大家不难想象,这种

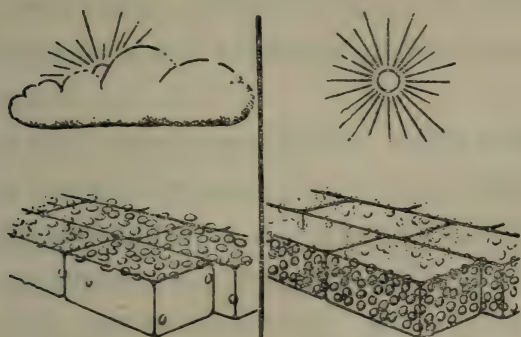


图22 在一株苔藓植物中叶绿体的运动。在弱光中(左图)这些叶绿体都跑到平行于植物表面的壁面处去,在强光下(右图)它们就跑到垂直于表面之处,而把它们的边端朝向太阳。引自索尔兹伯里(F.B. Salisbury)和罗斯(C. Ross): "Plant Physiology", 1970

叶绿体运动的作用光谱就不象光合作用的作用光谱。相反，它与图49中的曲线相仿。据信是一种黄素蛋白起着传递光刺激的作用。与此相反，在某些种藻类中，叶绿体运动是由光敏色素调节的。在叶绿素移动中所涉及的色素经发现并不坐落在叶绿体之中，却坐落在紧靠细胞壁的里面处。

在二氧化碳和硝酸盐的同化作用这一化学反应中所涉及的好几种酶的催化活性因光照而提高。在夜里，低的催化活性防止这些反应以浪费的方式朝相反的方向进行。

对光合作用有重要性的光生物学过程的清单还可以延长。我们所讲的就到此为止。关于趋光性和向光性，请读者参阅本书第133页和第149页的正文。

3 生物发光

生物发光，也就是从生物体活跃地辐射光的现象，要比一般所想象的普遍得多。在北半球居住的人们的心目中，提起生物发光，就一定联想到萤火虫和海光。能发光的物种数目比起整个动物物种的数目来，虽然不是很大，可是，在大多数较大的动物门类如原生动物、海绵动物、腔肠动物（珊瑚、水母等）、栉水母、环节动物、软体动物、节肢动物、棘皮动物和脊椎动物中都有能发光的动物。在真正的脊椎动物中只在鱼类中有发光的鱼。深海科学家毕比（W. Beebe）报道说，在深度超过400米以下的海水中所捕得的鱼类，有95%都是能够发光的。

此外还有不少种发光的细菌和真菌。有的发光细菌来去自如地生活在海水中，有的则生活在死去的动、植物身上。有时曾观察到在动物的伤口处发出光来，这种光可能发自所感染的能发光的寄生细菌。发光细菌还见之于好几种鱼和软体动物的体内，同它们作正常的共生。最后，所有有光合作用的植物都发光。

与在本书中所描述的大多数光生物现象相关联的“目的”是很清楚的。进行光合作用当然对绝大多数的植物有益；对我们来说，能够有视觉见物当然非常有利。可是生物发光的

“目的”是什么呢？这在不少实例中还弄不明白。

发光的用途有时候很清楚。例如萤火虫、某些种海生蠕虫和深海鱼类等，它们的发光显然是通信系统的一部分，有利于雌雄择配。对一个物种来说，发光器官的构型或者闪光的模式都各具特色。有些深海的软体动物会释放出云雾状的发光分泌物。据信其目的跟普通的乌贼放出墨汁相似，即引开捕食它的动物的注意力并使之迷惑。在有的实例中，发光可能是一种警戒标志，类似于黄蜂或瓢虫的警戒色彩（第125页）。那些生活在深海中的动物都配备有充分进化的眼睛和发光器官，其用途很可能和我们使用手电筒相仿。在视觉和生物发光之间的联系最好的说明无过于一种深海的虾，它们在同一节上既有眼睛又有发光器官。通过使用反射层、色素层、甚至还有透镜，用如此的方式把光束发射出去，使得它们不直接射进眼睛，但可以照亮在眼睛前面的东西。

在不少实例中，发光有引诱食饵的重要用途。经过在水族池中对几种发光的鱼进行观察、研究它们的习性之后，对此已有了证明。有的鱼长了一根棘刺伸在嘴的前面，上面挂了一盏发光的“灯”；有的鱼甚至从口腔内部发出光来。有许多鱼类的发光器官也象发光虾那样生长在眼睛的旁边。

对某些喜欢结群的甲壳动物来说，发光对保持结群很重要。至于有几种伞菌的发光，对它们有用之处，可能在于引诱昆虫飞来帮助散布其孢子。但这却是个冒险的臆测，因为带孢子的器官从来不发出比无孢子的菌丝更强的光，它们往往比较暗淡，而孢子本身根本不发什么光。

即使想象力很丰富的人，对于还有许多生物发光现象的目的何在，也提不出什么动人的说法。试问细菌和原生动物发光究竟有啥用呢？科学家们为了解释许多看上去似乎没有用处的生物发光的实例，他们就假定发光乃是为其它用途所需的生化过程的副产品。但这似乎也并不是太有道理。平常需在一个分子里聚集大量的能量才能发射光子，而这必须认作为是一种了不起的生化成就，不大可能会偶然地发生。

有一个实例已弄明白，发光确实是副产品，其本身并没有什么目的。这就是有光合作用的植物的叶绿体所发出的弱光。这种光（不管是萤光和磷光，它们是在叶绿素分子内部所产生的过程）是由于电子“反方向地”从高能级到低能级通过叶绿素分子，从而激活了这种分子所致。这可以比之于为数众多的电动泵，它们可以把低洼处的水提升到高处的水塔中。有少数的泵马达没有接通电源，这几只泵于是被水压所推动作反向的旋转，使电动机变成了发电机。即使供应其它泵电源已切断了些时候，只要有水压存在，仍可以从其中取得电能。照同样的方式，在对一片叶子的光照已经停止了好些时候以后，却仍然可由叶绿素分子发出光来，只消在叶子里还残留有易转变的化学能就行。

有光合作用的植物的发光，在接受光照时最为强烈。在把叶子转移到暗处后一秒钟内，发光的强度就下降到原值的很小一部分。发光的颜色是红的，我们的视觉对红光很不敏感，因此觉察不出来。可是如用灵敏的仪器，就有可能在光照期終了之后，追踪这种发光达数小时之久。因

此，下面这句似乎不通的话实际是有道理的：“所有绿色的植物到了夜里都呈红色，虽然看不见。”这种生物发光与其它类型的生物发光相反，其起因并不是由于较小的能量量子通过化学融合创造出较大的能量量子所致。其所发出的量子基本上跟原先从日光所吸收的相同，它们只不过在植物内作逗留期间损失了少量变为热量子的能量，从而使它们变小了些而已。

在大多数动物、细菌和真菌的实例中，导致发光的生化过程需要有分子氧的存在。近年来对这条规律已发现有些例外。在大多数实例中，发光的生化系统都包含一种可氧化的物质（萤光素）和一种酶（萤光素酶），后者催化萤光素，使之被氧气所氧化。除此而外，不同的生物所显示出的差异多于相似。从进化的观点看，不同的生物发光情况不大可能有许多共同之处。除了在化学上的差异外，这个观点还基于以下的事实：即在动物界和植物界的不同门类之间，发光生物的分布似乎是随机的。

每一种发光的动物或植物，都有它本身特殊类型的发光酶，即萤光素酶。那类可被氧化的萤光素，在不同的生物中也是很不相同的。作为一个例子来说明其间的差异，请看图 24。图中示出取自萤火虫（它其实是一种属于鞘翅目的甲虫）和海萤 *Cypridina*（一种甲壳动物，体长约 3 毫米，生活在日本沿海）的萤光素的化学成分。光并不发自海萤的内部，而发自一种发光的分泌物。它分泌萤光素和萤光素酶的腺体似乎是分开的两种。当出自这两种腺体的分泌物相混和时，

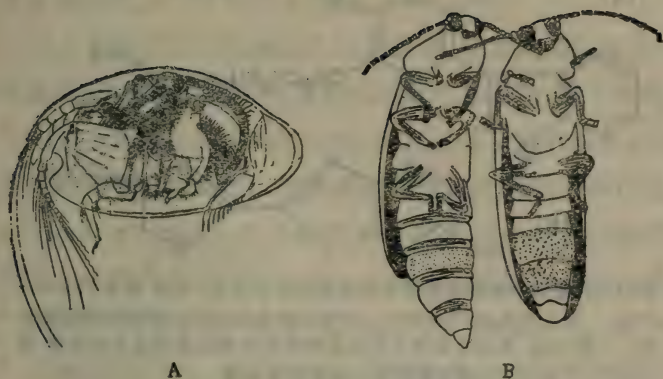


图23 A.甲壳动物海萤*Cypridina*,其外壳已被去掉,以显示其内部结构。引自克劳斯(C.Claus):“*Untersuchungen über Crustaceen*”, 1876。B.*Photinus* 属的萤火虫的下视图。左边是雌的,右边是雄的。在腹部的发光区用麻点示出之(参见图版6)

就发出光来。如把动物干燥后磨成粉末,就发不出光。但如加进了水,则又恢复发光。在第二次世界大战中,日本士兵曾经使用海萤的“光粉”使之产生微弱的光用来照明地图等物,这跟近代的汽车驾驶员携带化学救急电筒以防意外有点相象。

稀奇的是两种不同的鱼似乎拥有跟海萤同一类型的萤光素。于是,在把鱼的萤光素和海萤的萤光素酶混和时就会发光,反之亦然。但在常规情况下,产生这样的混和效应只在亲缘相近的物种间才有可能。

有好几个实例说明,生化反应序列比简单地借萤光素酶

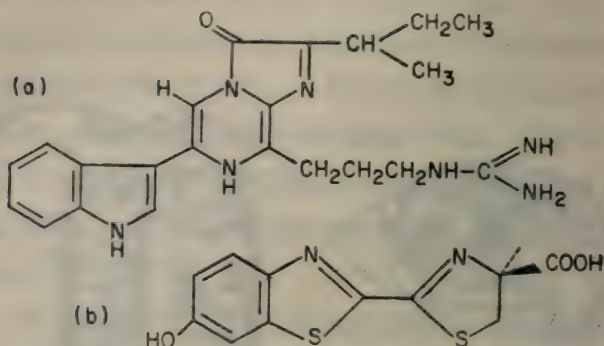
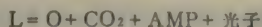
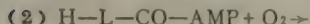
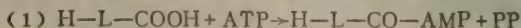


图24 在图23中两种动物的荧光素的化学结构式。(a) 海萤 *Cypri-dina*, (b) 萤火虫 *Photinus* (所有各种萤火虫都有相同类型的荧光素)。在 (b) 式的右端所示的点线和粗线分别表示在纸平面的背后有个氢原子, 前面有个羧基

的催化作用使荧光素被氧气所氧化要复杂得多, 因为还有其它化合物参与了反应。作为一个例子, 让我们看一下研究得最深入的萤火虫的反应系统。在这个系统中虽然部分的光能出自荧光素的氧化, 但大多数的能量却出自 ATP 里高能磷酸键的水解作用。为了简化起见, 把荧光素写成 $H-L-COOH$, 把它的氧化产物写成 $L=O$, 并把无机的焦磷酸写成 PP, 那么这个过程可以表达为:



在这两个反应中包含有好几个部分的反应, 而且还有一项假说, 认为这些反应之一还能受到神经系统的影响, 从而使萤火虫得以把它们的“灯笼”开关自如。反应序列的产

额，即每氧化一个分子的萤光素产生一个光子，必须看成是非常高产的。海萤需氧化三个分子才产生一个光子，而其它发光生物的光子产额更要比它低。

在大多数动物和细菌发光的实例中，所发的光色是蓝的，而在昆虫、伞菌和真菌中所发的光呈绿色和黄色。除了有光合作用的植物都能发微弱的红光外，发红光是罕见的现象，只在某些种鱼类中曾见到过。一种南美洲甲虫的幼虫叫做铁道虫 (railroad worm) 的，在头部有一对发红光的点子，在其两侧则有十一对发黄绿光的点子。这许多盏红的和黄绿的“灯笼”都可以彼此不相干地开关自如。在一般情况下，红“灯笼”在黄昏时开亮，在这种幼虫受到惊扰时黄绿“灯笼”开亮。雌性甲虫的成虫在外表上及发光上与幼虫没有区别，但雄性甲虫的成虫外表和普通甲虫一样，只发出微弱的黄光。

有的发光生物，例如萤火虫，会稳定持续地发光。但不少却有将光开关自如的能力。已经提起过萤火虫可以通过来自神经系统的信息影响其发光，对许多其它发光动物来说也是如此。不同种的萤火虫以不同的方式闪烁发光，这使雌雄虫得以找到它们正确的配偶，即使在有好几种萤火虫同时存在的区域中也不会弄错。即使在外观上似乎是在稳定地发光，然而仍然有强度上的变化，不过，这种变化快得使我们没法觉察出来而已。雄萤火虫来回飞行时放出象摩尔斯电码般的信号光。当雌萤火虫接收到正确的信号之后，经过一定时间就发出答复信号光。这段时间对学名 *Photinus pyralis* 的萤火虫来说，总是两秒钟左右（在 25℃ 的情况，温度

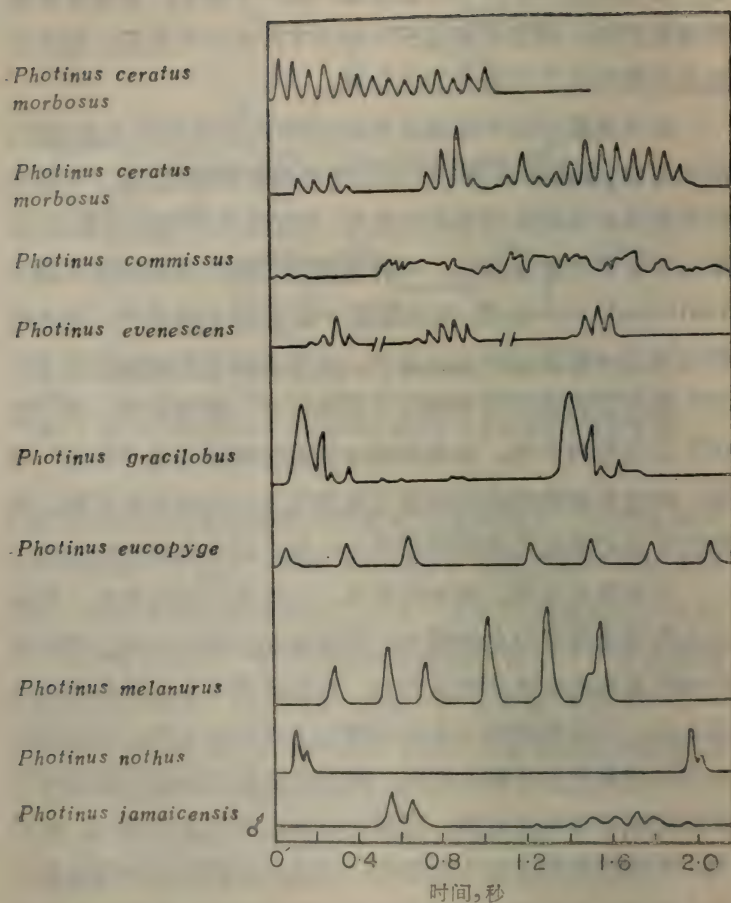


图25 萤属 *Photinus* 的各种萤火虫在飞翔时闪烁发光的典型曲线。横坐标总长为 2.2 秒。纵坐标为光强度，但为了清楚地表示它们，故予以分开排列，并非上面一种萤火虫发光比它下面的强。引自塞利格 (H. H. Seliger) 和麦克尔罗伊 (W. D. Mc Elroy) : *Physical and Biological Action*

如较低,时间就稍长)。由于在雄萤火虫和雌萤火虫的信号间的间隔是如此之恒定,雄萤火虫就从而弄清楚是哪只雌萤火虫在回答他的信号光,不致被其它种类的雄萤火虫和雌萤火虫的信号光所混淆。图25示出了发自九种萤火虫的信号构型。

由毕比所作的一次观测,发现深海的鱼类也用光信号通信。他讲到怎样坐在一间暗室里研究水族池中的一条深海鱼的情况时说:“有相当长一段时间不见发光。突然,整个鱼身上八十来个发光器官一齐发亮,把整个鱼身的轮廓都显示出来了。然后完全黑暗,接着又亮了起来。大约每隔15秒钟发亮一次。偶尔有象火花一样的光射出来,清楚、明亮而有穿透力。我无意中举起有夜明表面的手表,当表面靠近这条鱼时,它立刻起反应,从尾腺发出两道强光。我把手表藏起来,然后又把表面举到鱼的面前,立刻又得出反应。这样总共试了八次,八次都如此反应。我再用比手表亮得多的手电筒照它,但无结果。最后我做了五分钟实验,用手表和手电筒轮番照它,结果这条鱼总是对手表作强烈的反应,但不理睬手电筒”。

在有些发光动物中,发光由激素所调节而不受神经系统的直接控制。在这些实例中,中枢神经系统直接地或者以某种间接的方式影响一种腺体,使之分泌一种物质到血液中。当这种物质(激素)达到发光器官时,就开始生效。有几种鱼的发光器还因激素肾上腺素注入血液而诱使它发光。但当光的强度为激素所控制时,那种象在萤火虫中所测得的迅速变动的闪烁现象不存在了。还有几种鱼类,在同一条鱼身上既

有神经调节的又有激素调节的发光器官。

还有少数几种鱼利用第三种控制发光的可能有的方法，就是利用机械开关。有一种灯眼鱼属 (*Anomalops*) 的深海鱼，它的发光器可以向里边转动，压在皮肤上一个带色素的部位上。另一种灯鲈鱼属 (*Photoblepharon*) 的鱼备有“眼睑”或“眼罩”，需要时可以拉下来遮住发光点。据信这两例的发光并不出自鱼身上的细胞器官，而是由生活在特殊腺体内部的细菌所发出。这是属于在鱼和细菌间一种共生的类型：鱼从细菌得到亮光，细菌从鱼得到食物。虽然科学家们对有些种发光鱼的看法还不一致，但是对在有些鱼和软体动物中正常藏有生活着的发光细菌，却都同意是桩确凿无疑的事。有时候很难断定光线究竟发自细菌还是鱼体本身。这类细菌可能已如此高度特异化，不但在显微镜下很难判明它们是细菌，而且在鱼体之外也难以培养。非共生的发光细菌则与此相反，它们在海水中到处都有，也容易培养。如把它们放在含有鱼提取物的营养液中，会繁殖得很快。在灯眼鱼属和灯鲈鱼属中，有一桩有利于认为是以细菌作为发光体的事，那就是从这两种鱼所得到的提取物的发光与从其它发光细菌所得的提取物的发光受化学药剂的作用方式相同。

不但高度进化的发光的鱼或昆虫有把所发的光开关自如的能力，即使一直到原生动物和藻类都有这种能力。海面发光是由一种只有一毫米左右的单细胞生物甲藻 (*Dinoflagellates*) 所引起的。这类生物并不连续发光，只在海水的浪花中受到扰动，或者一艘船或一条鱼经过水面时发出闪光。

在瑞典西海岸所见到的“海光”主要由甲藻目中的夜光藻 *Noctiluca* (图26) 所引起。在英国海岸另一种不太普遍的也属甲藻目的膝沟藻 *Gonyaulax* (图26) 也值得一提。由于它们含有叶绿素，而且靠光合作用生活，因此应作为植

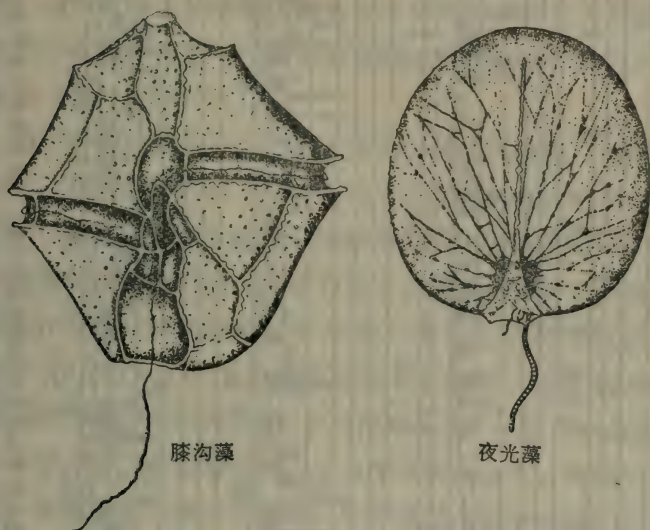


图26 两种发光的甲藻：膝沟藻 *Gonyaulax* 生活在加勒比海等地沿岸，夜光藻 *Noctiluca* 引自莫尔 (H.Mohr)：“Lehrbuch der Pflanzenphysiologie”，1969

物看待。有时因繁殖茂盛，使在受保护的海湾中出现海光，整个海面都在发光。膝沟藻有时引起鱼类大量死亡，因为它有剧毒。又往往生活在蛤蜊的鳃里，而蛤蜊却是鱼的食物。可是这种微小的生物有件了不起的本领，那就是它拥有一只生物钟，甚至还可以说一只带有夜明针的生物钟。它在夜间

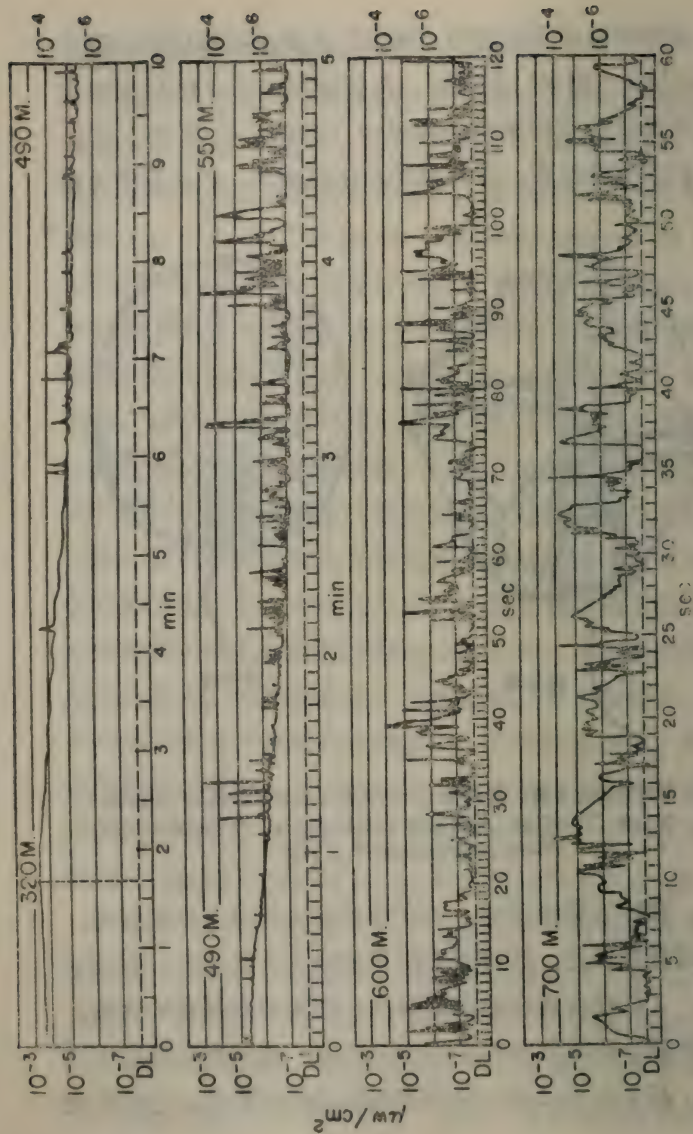


图27 在美国东海岸大西洋中把光度计放到海水里不同深度处的记录。在各种深度处的时间横坐标的跨度分别为10, 5, 2和1分钟。曲线都是白天测得的。从320米深度处开始。在垂直虚线所示的时刻开始把仪器放下去。可以见到日光怎样逐渐地淹没。到600米深处还能测到一点日光, 因为在生物体的闪光之间的曲线并未达到DL虚线(黑暗水平线)。纵坐标(光强度)的刻度是使微弱闪光($10^{-7} \mu\text{W}/\text{cm}^2$)和比它强一万倍的光($10^{-3} \mu\text{W}/\text{cm}^2$)都能予以记录。大多数闪光发自靠近光度计处的小型生物。引自克拉克(G.L. Clarke)和赫伯德(C.J. Hubbard), Lim-

发光而在白天不发光，如把它放在恒定的实验室条件下（弱光、恒温），它可以长时期地接近乎严格的昼夜节律发光（图60）。在动物界和植物界中，从单细胞生物直到开花植物以至到人类，内在的生物钟虽然到处都有，但它们一般都难以测度，很少有象在膝沟藻里的生物钟那样易于侦查和测量。在本书中还将对其它与时间定位有关的内在生物钟的实例稍加叙述（第170—173页）。

为了对在自然条件下生物发光的发生情况提供一些定量的指示，在图27中示出了在深海中所作测量的几次结果。方法是把一只光度计放到纽约东南的海中的不同深度处，记下光强度随时间而变的情况。这种光度计是这样设计的，使得光强在 10^{-7} (0.0000001) $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ （每平方厘米微瓦数）到 10^{-8} (0.001) $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 间的区间内每变动十倍时记录针有相同的偏移。图中的DL代表“黑暗水平”。记录从320米深的水平开始。在此水平处由于日光辐射的透入，有强的稳恒光。当把光度计逐渐下放时，日光渐减，到550米处已微不足道。同时发光生物发出的闪光就逐渐明显。这种闪光直到研究工作力所能及的最深处（3750米，图中未予示出）一直都有，虽然到了2000米以下，闪光的次数就减少了。在这项实验中所记录的闪光系列涉及到许多种类的动物，但主要发自与光度计相当接近的小型发光动物。

虽然在海洋里充满着发光的动物，但在淡水中却从来没有发现过一只这样的动物。对于这个奇特的差别至今还没有什么满意的解释。

4 视觉

眼睛的设计

光敏细胞或细胞部分以及专长于觉察光线的各种器官，在整个动物界中从单细胞动物直到人类都有。原始的眼睛可位于身体的各个部位，诸如水母的边，海星的臂尖、沙蚕的鳃等。

各种蠕虫展出了形形色色不同类型的视觉器官，从最原始的到比较复杂的都有。也正是从这些种不同类型的蠕虫进化出三个门类的动物，它们的视觉已臻接近完善的程度，但是每一门所循的进化途径都不一样。这三个门是软体动物门（例如章鱼）、脊椎动物门（鸟类、人类）以及节肢动物门（蜘蛛、昆虫）。

普通的蚯蚓显示出一种最简单的光敏性的例子。感觉光的器官是散布在皮肤中的一个一个单独的光敏细胞。这些细胞接通到蚯蚓的神经系统。它们可以被任何射进皮肤的光所刺激，而与光线入射的方向无关。象这种原始的器官充其量只能用来在明暗之间加以区别而已，但对蚯蚓来说，也许是够重要的。在蚯蚓的前端附近有许多光敏细胞，靠近后端要少一点，在中段这种细胞只有很少数。

光敏细胞若要能够对入射光的方向有更为精确的确定，它就得同那些色素丰富的细胞组合，因为后者可以消灭来自一定方向的光线。光敏细胞和色素细胞的组合方式或者是成对的或者是成群的（图29a, b；参看图28）。

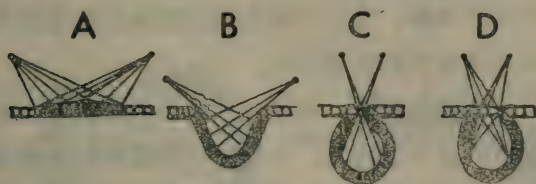


图28 视觉本领高低不同的几种视觉器官示意图。A.为区别明暗用的平面眼。这类器官不能辨别光线的方向。长这类眼睛的动物如蠕虫和水母。B.凹眼，允许对光线方向有粗略估计，因为从不同方向射来的光线刺激不同的细胞群。例如：某些种蠕虫和蜗牛。C.小孔照相眼（暗箱），来自一个点光源的光线在眼睛内部只照明一块小面积，从而产生一个模糊的像，珍珠贝装备了这种眼睛。D.晶状体眼（投影描绘器）。来自点光源的光线在眼睛内部也几乎只照亮一点，从而产生明晰的像。例如：人类、乌贼、蝇虎（跳蜘蛛）

要从这种方向视觉进化到实像视觉，需有更加复杂的器官，光线在其中根据其射入眼睛的方向而被不同位置上的光敏细胞所吸收（图28）。在本节中就大略地对这几种视觉系统的基本原理谈一谈，而把光敏细胞的功能留在后一节中讲。

大多数的软体动物，甚至许多贝类，都装备有某种类型的眼睛。它们往往比蚯蚓略胜一筹，因而能够粗略地辨认方向（图29d）。在珍珠贝中，则辨认方向的能力已强到被认为有实像视觉的程度。珍珠贝的眼睛（图29e）已将近封闭，

中间只留一个小孔(瞳孔), 光线经过它射到光敏细胞上去。这种类型的眼睛如用小孔成像的照相机也就是一种没有透镜的照相机来比, 再也恰当不过了。象这样的照相机的孔越大, 到达底片的光就越多。但如把孔放得太大了, 那么照片的图象就很模糊甚至一点也看不清楚。珍珠贝有通过肌肉控制瞳孔大小的本领。它以这种方式使眼睛在光敏性和实像的清晰之间取得最佳的折衷适应。

大家可能会这样想: 如果一架小孔成像的照相机或者珍珠贝的眼睛所看的目的物, 只要用足够强度的光线照明, 那么只消把小孔(瞳孔) 缩得足够地小, 就可使所造成的实像达到任何高度的清晰度。然而, 光的波动本质使这个目的不可能达到。当一束光线经过一个小孔时, 所有的光线都不再按照原来的方向继续前进。有的光被偏转(衍射)了。孔越小, 光线的波长越长, 这个衍射效应就越大。从物理光学的定律证明: 如果两个点之间的距离 X 短于 $a\lambda/d$, 那么一架照相机或者一只眼睛会把这两点看成是一点。在此公式中的 a 是照相机(或眼睛)与点间的距离, d 是小孔(瞳孔)的直径, λ 则是波长。(更精确点的公式应该是 $X < 1.22a\lambda/d$, 但为简化起见, 因数1.22可略而不计)。所能获得最佳的角分辨率(α)为 $\alpha = X/a = X/d$ 。

还能证明当 d 达到某值时, 实像的清晰度可达到最大值, 但这个 d 的最佳值需视照相机式眼睛的大小而定。另外还可以算出: 如要使一只珍珠贝的眼睛的视敏度与人眼的一样, 那么它就得有近于10米的直径的眼睛和近于3毫米的瞳

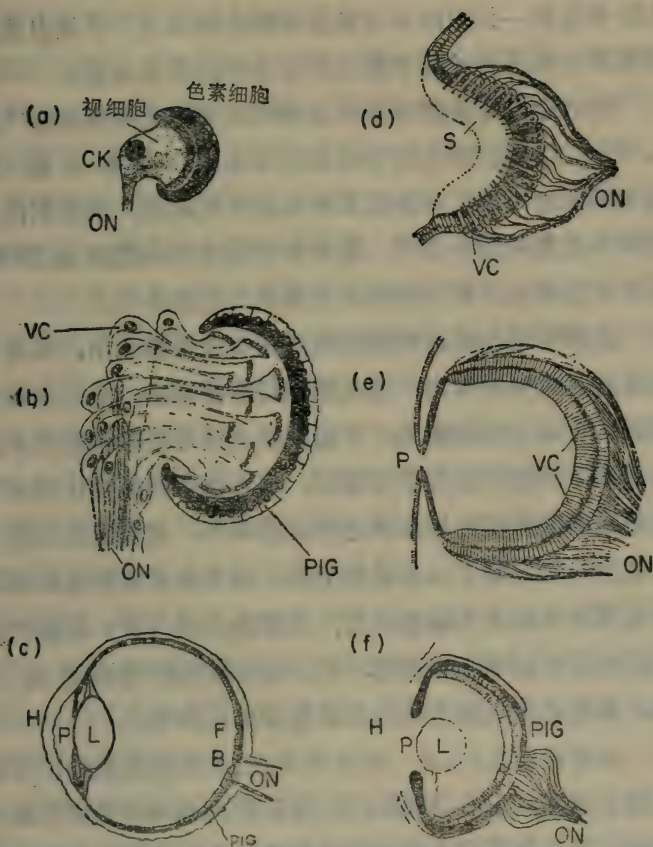


图29 (a) 和 (b) 是两种不同旋涡虫的有方向视觉的眼。眼睛 (a) 由一个视细胞和一个色素细胞组合而成，而眼睛 (b) 则由几个细胞组合而成。视细胞的光敏端面朝深色的色素，使得光线必须经过视细胞的其它部分才能达到光敏部分。在人眼中的情况也是如此 (c 参看图 37)。在软体动物的眼睛 (d) — (f) 中则与此相反，视细胞的光敏端转向光源。(d) 是一只蜗牛的凹眼，(e) 是珍珠贝的小孔照相眼，(f) 则是一只乌贼的晶状体眼，后者虽属于不同的进化路线，可是与人眼有惊人的相似。VC 视细胞，DIG 色素细胞，CK 细胞核，ON 视神经，S 分泌物，P 瞳孔，L 晶状体，H 角膜，F 中央凹。B 盲点

孔。像这样一只眼睛不可能出现在生物体上，于是自然界就得循其它的进化途径才能达到高水平的实像视觉。

较进化的章鱼眼与脊椎动物的眼有惊人的相似性（图29 c, f）。之所以惊人特别是因为章鱼眼（f）和人眼（c）毫无疑问地代表了两条互不相干的进化路线，就好象昆虫的翅膀和鸟类的翅膀那样。这两种不同类型的翅膀在功能上虽然彼此相仿，但它们的进化路线却迥然不同。

在脊椎动物眼睛和较高度进化的章鱼眼睛中，都有个晶状体起着透镜的作用，这是珍珠贝所没有的、晶状体既能增加眼睛收集光线的能力，又能使所形成的实像清晰得多。在章鱼眼中的晶状体几乎呈球形，但人眼中的晶状体变扁了。章鱼眼中的晶状体的形状之所以呈球形，这与它生活在水里有关，而与它是个软体动物无关。因为鱼类和鲸鱼的晶状体也呈球形。对水生动物来说，其周围介质（水）与眼内组织之间的在折射率上的差别，要比陆生动物的对应差别小得多，因此必须由晶状体的形状呈球形以弥补之。

在晶状体之外，有一层含色素的、不透明的虹膜，在中央有个透明的小孔，叫做瞳孔。瞳孔的大小可借肌肉之助予以变动。可是与环境光强的变动范围作比较，瞳孔大小的变动范围是有其限度的。在人眼中的瞳孔面积的变动范围最多只达十倍到十五倍，但周围光强的变动范围可达一百万倍。令人奇怪的是，自然的进化为什么不对象虹膜这样灵巧的构造再作进一步的进化以增进其效率呢。其中是有些道理的，这将在后文中解释。附带说一下，瞳孔的大小不但取决于光的强

度，而且还取决于心理上的因素。

眼睛由透明的角膜和通常是可动的眼睑保护着。蛇的眼睑是透明的，覆盖着整个眼睛。有的动物还有其它保护措施，如眉毛、睫毛、眼泪和瞬膜(鸟类的瞬膜特别发达)等。

晶状体的功能是把外部情景聚焦在含有许多光敏细胞的视网膜上，形成一个清晰的实像。形成一个清晰实像所需的一个先决条件是在一方面是外界物体的距离，另一方面是晶状体的聚光能力和晶状体至视网膜的距离这两方面之间要有一定的关系。人眼有通过变更晶状体的形状对不同距离处的物体予以聚焦的能力。这是依靠变更那些支持晶状体的睫状肌的拉力而完成任务的。在章鱼眼中也能作聚焦的调节，但是依靠变更晶状体与视网膜之间的距离而达到目的的，有的鱼和蝇虎也采用同样的原理改良其视力。当正常的人眼处于休息状态时，看远距离的东西很清楚，但鱼和章鱼的眼睛恰恰相反，当休息时清晰地聚焦于短距离的东西上，如要看清楚较远的东西，就得使劲加以调整。有许多种鱼类不能变更焦点，因而总是近视的。

这对眼睛里光线折射的描写有点简单化了。实际上眼中的晶状体是由好多层折射率不相同的层次所组成。光线除了在晶状体中发生折射外，在其它部分也发生折射。在陆栖脊椎动物中，特别是人类，这发生在眼睛与空气之间的接触界面处。

各种光线并不全都以相仿的程度被眼睛折射。蓝光(波长较短)要比红光(波长较长)偏转得多一些。由此之故，

由蓝光所成之像与由红光所成之像并不完全吻合。这种现象，也发生于当用简单的玻璃透镜成像之时，称为色差（由于颜色所引起的畸变）。色差是限制视敏度的因素之一。对每个透镜来说，用来产生实像的透镜的部分越大，色差也越大。如在透镜的前面加个光阑，使光线只在靠近透镜的中央处经过透镜，那么色差就可以全部消除。在眼睛的情况与此相似，瞳孔缩得越小，则眼中的色差也就越小。

可是瞳孔如太小，由于光线在小孔中衍射的缘故而产生另一种类型的模糊，正如小孔成像照相机和珍珠贝那样。事实上，只要瞳孔缩小到一定程度，晶状体就会完全丧失功能，人眼也就不会比珍珠贝的眼睛高明多少。

在人眼中，由于色差所引起的模糊感和由衍射所引起的属于相同的数量级。当瞳孔的直径大约为 3 毫米时，它们的混合效应最小。一个针尖般的物体，当被人眼尽可能地聚焦时，就在视网膜上产生一个直径大约为 5 微米（0.005 毫米）的圆点。在几何学上这相当于 1 分角度的角分辨率，也就是相当于看 3.4 米距离处 1 毫米时所张的角度（也可以说角分辨率为 $0.001/3.4$ 弧度 = 0.00029 弧度）。这就是最佳条件下人眼所能达到的最佳分辨率。如果在 3.4 米外有两个相距不到 1 毫米的点，那么它们在视网膜上的像就会相接而无从分辨，作为一个点记录在上面。

瞳孔直径如扩大到 5 毫米，则由于衍射而引起的模糊感就小了，但是由于色差所引起的模糊感就会大于 1 分的角度。相反，要是瞳孔直径缩小到 1 毫米，则由于色差而引起

的模糊感就微不足道，但由于衍射所引起的模糊感就会超过 2 分的角度。显然，直径大约为 3 毫米的瞳孔是个良好的折衷，这就解释清楚了为什么在对变动颇大的照明的反应中，瞳孔直径的变动不大的原因。

要是视网膜不能够把上面的像转变成为神经冲动的信号，而不丧失其中主要的信息的话，那么即使在视网膜上映出清晰的像也无济于事。那就是说视网膜的分辨能力至少应当与光学系统的分辨能力一样好。凡是熟悉照相技术的读者都知道，在有的条件下（小的底片、高速的胶卷），对分辨能力和照片质量更起重要作用的不是镜头的质量而是底片涂层中颗粒的粗糙度。在视网膜中也是如此，每个光敏细胞的大小对分辨能力规定了一个限度，如同在底片中由颗粒粗糙度规定了限度一样。在视网膜上分辨能力最高的部分叫做中央凹，该处的视锥细胞的直径为 1.5—2 微米，相当于 1/3 分的角度。因此，中央凹的“颗粒”。刚好微细到足以使视敏度不受其限制的程度。那些在视网膜的其它部分中的光敏细胞是如此地联结的，使得需要以细胞群作为颗粒看待，而不是一个细胞作为一个颗粒。结果降低了视敏度但增加了光敏性。其间的关系跟摄影师照相时在有细粒的“慢”胶卷与有粗粒的“快”胶卷之间加以抉择完全相似。眼睛就这样地装备着使得在任何情况下都可作出正确的抉择。不仅如此，视网膜的某些部分的颗粒大小和光敏性还几乎可以通过变更细胞与细胞之间的神经联系而继续不断地改变。

从以上的讨论就不难理解，要是没有色差，视敏度还可

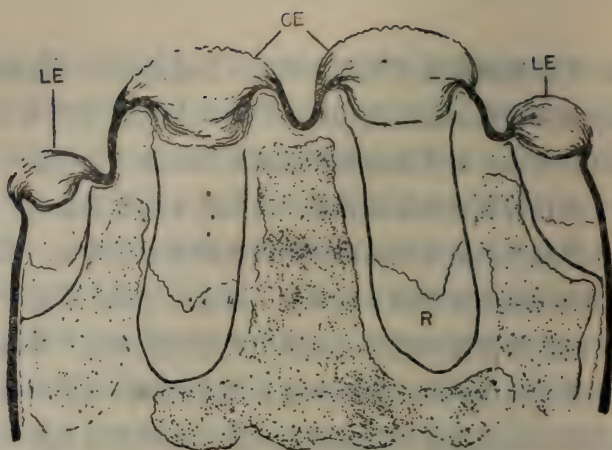
以有所改进。瞳孔可以再大一些，使衍射造成的模糊降低。另外进入眼睛的光量也有所增加，则视网膜上用得着的光敏单元就可以更小一点（“可以使用颗粒更细的慢底片”）。如上所说，色差是由不同波长的光在眼睛里以不同的程度折射所引起的。因此，由眼睛所感受的光的波长区域越宽，所引起的色差也就越大。色差还随着波长的缩短而越来越显著。在这里我们就能看到为什么人眼对紫外线不敏感的理由。不象蜜蜂的复眼，它有完全不同的设计（见下文），其角分辨率远逊于人眼（视敏度只及我们的百分之一）。因此蜜蜂能够利用光谱中的紫外线波段也就不足为奇了。与此相反，一只鹰的视敏度要比人的高六倍。但它是被迫牺牲更多的短波光敏性来换取分辨能力提高的。在一只鹰的视网膜中，沉积有很多黄色的色素（叶黄素，参阅第36页），它能吸收蓝光。在人眼的视网膜上也发现有少量的叶黄素。在人中央凹的正中心有一个区域，完全缺乏对蓝光敏感的细胞，正是这个区域被我们用来阅读蝇头细字。

在视敏度与对短波光的光敏性之间的折衷适应可由图44说明，这张图示出了中央凹的光谱敏感性以及视网膜外周部分的光谱敏感性。虽然当用波长650毫微米以上的红光作测量时视网膜的这两部分的光敏性几乎相同，但是在对蓝光的光敏性上外周细胞的要比中央凹处的大约高一千倍。这个数字也证明了眼睛对深入到一般认为是红外区的光波波段也还有一点光敏性，不过，外周细胞对1000毫微米波长的辐射的光敏性只及500毫微米波长的0.000000000001 (10^{-12} 或万亿分

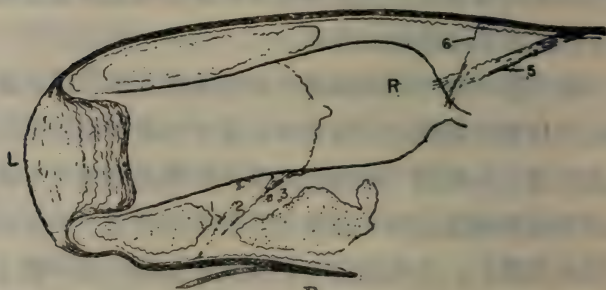
之一)。眼睛对紫光和紫外线的不敏感性还由于这类辐射在晶状体中被强烈吸收而加剧。因此凡是因病用手术摘除了晶状体的人，对光谱中短波的感受要比正常人的多一些。

在设计和使用象照相机一类的光学仪器设备时，除了考虑色差以外，还需要考虑图像的各种类型的畸变。眼睛自然设计得使这些像差在一般情况下都微不足道。例如所谓球差被下面两种特色所抵消：角膜中央处的曲率比外周处的大，以及晶状体中央处的折射率比外周处的高。大家要是想到事实上眼睛的设计是何等地复杂，就不会对有些人需要这样或那样细致地依靠眼镜或透镜的帮忙校正视力以适应现代对视觉的高要求而感到惊奇了。

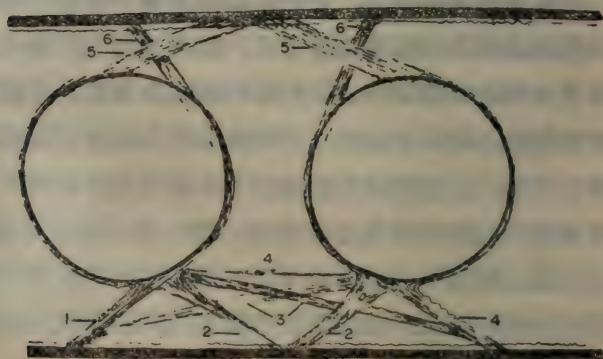
在节肢动物中眼睛的进化是沿着好几条不同的途径进行的，并且往往在同一种动物中有多于一种类型的眼睛。图30示出经过一只蝇虎（跳蜘蛛，整个动物见图版9）的前眼的三个不同的切面。这种眼睛长了一个晶状体（同时也相当于人眼的角膜），光线经过它在有光敏细胞的视网膜上产生图像。聚焦则由肌肉调节，它们可以拉长整个眼睛的长度直到视网膜距晶状体的距离适度为止。蝇虎是迄今所知唯一有这种调节本领的节肢动物。它们靠捕猎昆虫为生，见到了苍蝇一类的猎物，就蹑足追踪，在距离5厘米的地方突然猛扑过去擒住猎物。从所跳跃的距离约为其体长的十倍这一点，就不难理解它们的敏锐视力起着很大的作用。以上所描述的前眼在功能上相当于人眼的中央凹，用来在一个狭窄的视野内形成清晰的视觉。蝇虎除了前眼外，还有六只较小的眼睛，



A



B



C

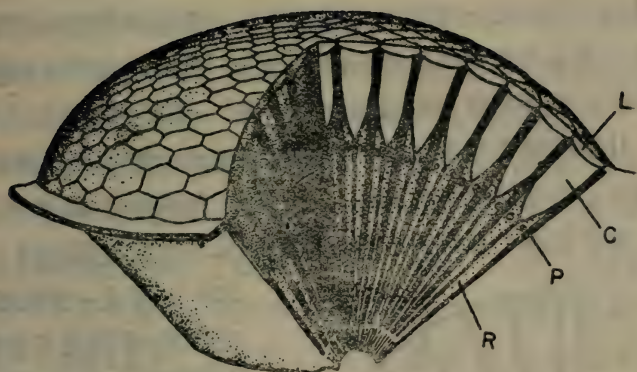


图31 复眼。L晶状体，C晶锥，把光线引导到光敏细胞（感杆束）R。P色素细胞，其作用是使视细胞在光学上彼此隔绝。引自库恩（A. Kühn）：Grundriss der allgemeinen Zoologie, 1949

具有在较宽阔的视野内产生弥散性视觉的能力。

昆虫和某些种甲壳动物通常拥有一种完全不同类型的眼睛，复眼。一只复眼（图31，图版10—13）由为数众多（最多达30000）的小眼组成。每个小眼都有强烈的方向性，因而只有很窄的视野。它也有很少数的光敏细胞，不超过八个。因此单个小眼并不能产生任何图像视觉，只能够通知神

图30 经过一只蝇虎（跳蜘蛛）(*Salticus scenicus*, 整个动物见图版9)的前眼的三个切面显示出眼的构造。

A.水平切面，示出两只大的中央眼（CE）和两只侧眼（LE）。B.垂直剖面显示出中央眼之一，含有成层的晶状体（L）和视网膜（R）。C.横切面显示出前面的两只中央眼。图中的数字代表几条使眼睛瞄准并牵拉它们的肌肉（5，6），从而把近处目的物聚焦于视网膜上。引自朔伊林（H.Scheuring），*Zool.Jahrb.*37, 412—413, 1914

神经系统关于在某一方向中光强的信息，或者很粗糙地提供在一个小角度内的光强分布的信息而已。至于把全部从不同的小眼所收集得的信息汇总成一个“像”，那是神经系统的事。

让我们做个简单的计算，借以更加充分地欣赏这种复眼的设计。为使计算方便起见，我们假定复眼的形状象个半球，含有许多个锥形的小眼，它们的大小形状全都相同（图

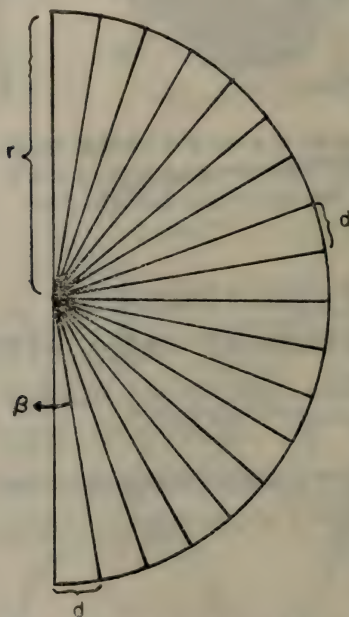


图32 为讨论视敏度用的复眼示意图。
每个小眼都有孔径角 β 和晶状体直径 d 。
复眼的半径为 r 。从图中明显看出 $\beta = d/r$

32)。再进一步设复眼的半径 r 是固定不变的，从而提出下面的问题：这个半球应当划分成多少个锥体才能获得最大的视敏度？我们假设神经系统有完成任务的充裕能力。最后还假设光线很强由每只小眼所能摄取的光子数也没有限制。

开头一想，好象小眼的数目越多，也就是每个小眼越狭小，角分辨率和视敏度就越高。

可是，大家也许记得在上文的讨论中提到过光

有波动的性质以及光在小孔中的衍射作用。小眼的数目越多，

每个小眼的开孔就越小。完全同在人眼中的一样，其“衍射模糊度”是 $\alpha = \lambda/d$ ，其中 d 是开孔的直径， λ 是光波的波长。在另一方面，还有一种“几何模糊度”，它不能小于每个小眼的孔径角 β 。从图32一眼就能看出 $\alpha = \beta r$ 的关系。在这两种模糊度之间的合理折衷是当 $\alpha = \beta$ 时，在此情况下其混合模糊度最低，于是 $\lambda/d = d/r$ ，或 $d = \sqrt{\lambda r}$ 。以蜜蜂而论， r 近乎1毫米，近乎蜜蜂可见光谱中央的波长是400毫微米 $= 0.0004$ 毫米。由此可以算出小眼开孔的最佳尺寸为 $d = \sqrt{0.0004 \times 1} = 0.02$ 毫米。这个尺寸与从蜂眼实际测得的小眼直径接近0.03毫米（在整个复眼中此值并非完全一致）的数值吻合良好。因此从这方面看，小眼的设计几乎是完善的。

从 $d = \sqrt{\lambda r}$ 的关系式来看，在对不同种昆虫的复眼作比较时，小眼的直径理应与复眼的大小的平方根成正比例。图33表明27种不同种的黄蜂和蜜蜂的小眼直径 d 和复眼直径的平方根 $\sqrt{2r}$ 之间的关系近似如此。

从以上的讨论很清楚地说明，一只眼睛的分辨能力取决于眼的绝对大小。这条原则适用于所有类型的眼睛：昆虫的、蝇虎的以及我们自己的都适用。这就是为什么小动物的眼睛在比例上要比大动物的大的理由。

按照我们的推理，一只蜜蜂的复眼的角分辨率应该有 $d/r = \sqrt{\lambda r} / r = \sqrt{\lambda / r} = 0.02$ 弧度或大约1度角度的数量级。这个本领至少在观察小的运动时还能更好些，这放在

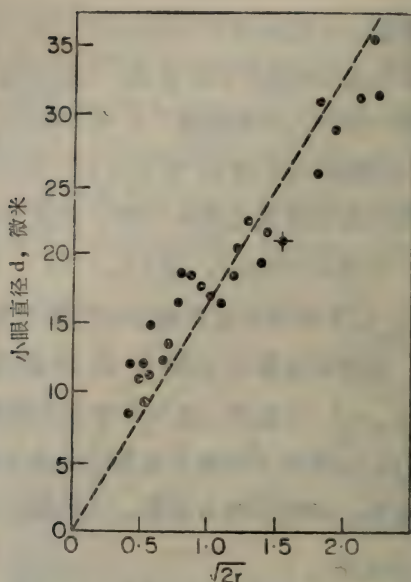


图33 在27种不同种的黄蜂和蜜蜂的小眼与复眼大小关系的比较。纵坐标标尺为以微米计的小眼直径 d ，横坐标标尺为复眼高度（以毫米计）的平方根 $\sqrt{2r}$ 。从理论上讲，当 $d = \sqrt{\lambda r} = \sqrt{r/2} \cdot \sqrt{2r}$ 时，视敏度最佳。如 $\lambda = 540$ 毫微米，上式的作图关系就是上图中所作的直虚线。打个叉的点表示蜜蜂的小眼与复眼尺寸关系，其它26个点都是不同种的黄蜂的

后一节中再讲。

在强光中活跃的蜜蜂和其它昆虫的复眼中，各小眼之间都由色素细胞把它们相互隔绝。象这样的复眼相当浪费光线。在所有进入小眼的光中，除了与小眼的视线一致的一小股光外，其余的全浪费掉了，在晨昏中活动的昆虫和居住在泥潭和深水中的甲壳动物的复眼中则与此相反，在各小眼间的光学隔离是不完全的。因此，斜射入小眼的光有可能对邻近

小眼中的光敏细胞有影响。其结果是有较高的光敏性，从而使复眼在较弱的光线中能可见物，但为了得到这项好处，却需牺牲视敏度。那些能在变动的光强条件下活动的动物，往往具有流动性的色素颗粒，使它们在任何情况下，都可依靠色素位置的调节而在视敏度与光敏性之间取得最佳的折衷。

很明显，人的眼睛即使因色差而产生枝节的问题，但其所根据的光学原理却比复眼的优越。入射在角膜某部分上的光线，在相当宽的人射角范围内，都能予以利用。它们按照角度的不同而达到不同的光敏细胞上。某一方向的全部入射光都达到视网膜的同一位置上，而与它们所经过的是角膜的哪一部分无关。这样在光线利用上的高效率就与远胜过最完善的复眼的视敏度结合起来了。

显微尺度上的微波技术——在解决类似问题中人类技术与生物功能的比较

在人类发明的技术与自然界解决问题的方式之间，存在着许多平行性。从上文我们已看到在一只眼睛中的具体细节与一架照相机中的光圈和镜头相似。另一个例子是人类发明的雷达与某些种动物所拥有的定向系统间的相似性。最著名的“雷达动物”就是蝙蝠和海豚。不论是人类的雷达导航设备还是这些动物都依靠发出一个短促的信号，然后测量其从目的物返回回波所需的时间来探知环境中的物体。重要的差别在于雷达利用的是电磁波（与光波相似，但波长为几个厘米），但蝙蝠和其它动物所用的是声波（波长约为一毫米的

超声波)。

也许大家认为使用天线、波导等设备的无线电和微波技术是人类所专享的。但事实并非如此，最近的实验证明昆虫的触角跟收音机的天线（两者的英文都为antenna——译者）不但在名称和外貌上相同，而且还有其它共同之处。

在设计一个对短波无线电辐射能灵敏接收的系统时，某些元件的尺寸必须设计得与辐射的波长相呼应。这就是为什么不同的尺寸的电视机天线适用于不同频道的理由。雷达上所用的高频（短波）信号不能通过普通的电线传送。相反，需使用特殊的管状波导。波导的尺寸还必须与波长相适应。

微波（雷达辐射）与光线之间的差别在于光的波长只及微波的 $1/1000$ 或 $1/10000$ 。这个差别使人类不能把微波技术移用于光波。因此，也不可能为之制造出足够微小的天线和非常精密的波导。但人类做不到的事情恰恰在大自然的昆虫界中做到了。在对某些蛾的触角上的毫毛进行研究时，发现它们就是作光波的波导用的。光能被导送到每根毫毛基部的神经上。触角的作用并不是视觉，而是把光敏性用来调节蛾的活动节律（参阅第六章）。这个假说已被延伸到人类，认为在人类视网膜中的光敏细胞也起着光波波导的作用，但是还不能够证明这对视觉过程究竟有何重要意义（参阅下节）。

下面再讲一个说明超微结构对光学性质重要性的例子。在此实例中为了把道理讲清楚，仍采用人类发明和自然界的创造作比较的方法。近代的光学仪器，例如照相机，常常备有多于十个透镜的透镜系统。在每个透镜的表面上都要反

射掉一部分入射光，事实上在所有各种不同折射率的介质间的界面上都有此现象。如果光线垂直入射时，在玻璃与空气的界面上大约只反射掉4%。一只简单透镜与空气有两个介面，因此总的反射量约为8%。于是在一个多透镜的系统中，反射量合起来就会变得相当大了。这就引起了好多困难。首先是通过这个系统后光强会变得太弱，产生不了好的图像。更糟的是那些不受欢迎的反射光还会因多次反射而有射到底片上去的可能，从而使所得相片的质量大大降低。由此之故，新式的照相镜头都涂上“抗反射涂层”。就是在透镜的表面上涂一层极薄的物质，它的折射率介乎空气和玻璃的折射率之间。涂上这种涂层可使反射几乎下降到零，但这只对涂层里波长为涂层本身厚度四倍的垂直入射光，才是如此。对其它波长的光波，反射仍会相当可观。

对有些在晨昏或夜里活动的昆虫来说，从它们的复眼上的晶状体只反射极少的光线似乎颇为重要。其重要性可能并不在于求取高质量的图像或有效地利用光线。在此情况下，复眼反射光的最不利之处，也许在于它们有被捕食者侦察到的危险。这类昆虫如夜蛾、石蛾、蜉蝣等在它们的复眼的晶状体上都有一种抗反射的涂层。可是，这种涂层不象照相机镜头上的涂层那样有均匀的厚度，晶状体的高折射率到空气的低折射率的渐变却是通过另一种方式得到的：就是晶状体的表面以尖“乳突”的形状一个个凸出在空气之中（图版13并参看图版12）。由于这些乳突要比光波的波长小得多，它们无论如何也不会降低眼睛的分辨能力。可是这些乳突在减

少反射的功能上比在人造镜头上所涂的薄层还要好，因为它们在相当宽的光谱范围内都有效。但人工却制造不出昆虫型的抗反射涂层，因为迄今为止，还造不出如此精细的类似的乳突表面。不过，已经在比例尺放大一万多倍的模型上复制它并借以检验这项理论。为做这个实验，制成了一个有许多3厘米高的乳突的表面。结果表明这些乳突对波长为几厘米的微波的反射性有惊人的降低。这项发现很可能在军事上有用，因为它开辟了某种使自身不被雷达所侦察到的可能性。

特殊的表面结构不但对减少反射是重要的，而且可以在没有色素的情况下产生颜色（蝴蝶和某些种甲虫的翅膀就能如此），或者增加色素的光学作用（如花瓣）。还有可能通过这类结构使在某些方向产生较强的反射性。例如有几种淡水鱼能够使向下反射的光多于向上反射的，这种性质使它不易被天敌侦察到。

自从伽利略的时代以来，天文学家一直使用望远镜帮助肉眼观测天象的细节。最大的望远镜的直径达好几米。至于放大倍数却与望远镜的直径无关。用一台小的仪器，只消把透镜组安排得合适，就可以取得很高的放大倍数。那么问题来了：望远镜的直径为什么要搞得那么大？其优点有二：首先是它可以收集到多得多的光线，这使发光度低的天体也能探测到，其次使它有高的角分辨力。正如人眼一样，最佳的分辨率取决于所用的光波波长与接收表面的直径（即在仪器中透镜或反射镜的直径）之间的比值，或用符号表示的话，就是 λ/d 。

在近几十年中，用来探索外层空间的还不止是光学望远镜。除了漂亮的宇宙飞船之外，还有一件新发明的好东西，对天文学家至少同样有价值，那就是射电望远镜。这类仪器所收集并记录的不是光而是波长长得多的无线电波，它们是由恒星和神秘的类星体发射出来的。由于无线电波的波长达一米的数量级，而且要做一个直径超过几百米的反射器是很困难的，因此用只有一台接受器的射电望远镜不可能获得比0.01弧度或半度（30分）的角度更好的角分辨率。但是如使用好几台接受器，把它们的位置安排得相互间联成一体，从而把所得信息汇总起来加以分析，就有可能达到大约一分角度的角分辨率。这就跟肉眼的角分辨力相差不多。

同样的原理对昆虫也有用。如同在上节中所讲到的，单个小眼的分辨力为一度角度的数量级。可是从实验结果发现整个复眼却能够辨别只及此值三分之一的小动作。其解释就是得自好几个小眼的光敏细胞的冲动汇集在一个显微尺度的数据中心里加以处理，这种情况与在比它大十万倍的射电天文站中所进行的极为相似。

眼睛里的光敏细胞

眼睛里的光敏细胞的功能，就是把传来的光信号转变成神经信号。其中的第一个步骤，就是光线的吸收和光化学反应的触发。进而引起其它化学反应，终于在细胞里导致电的变化。为了弄明白这一复杂过程的种种情况，让我们先考

虑几个比较简单的方面。

图34A示出了延胡索酸（一种在大多数生物体的呼吸过程中的中间产物）的分子结构式。大多数原子是由所谓的单键结合在一起的。每个单键（在结构式中用一条联线表示）是由围绕着两个相邻原子核旋转的两个电子作媒介而使这两个原子核键合在一起的。象这样由一个单键键合的两个原子，通常可以绕着一根公共的轴彼此相对地自由旋转。

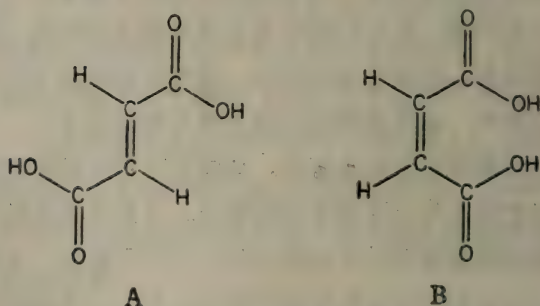


图34 延胡索酸 (A) 和马来酸 (B) 的化学分子结构图

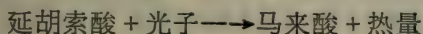
在分子中间的两个碳原子 (C) 并不由单键键合而是由双键键合，由四个电子形成的。围绕双键的原子就不能够彼此相对地自由旋转。因此所有四个碳原子以及键合在它们上面的氢原子 (H) 全都被固定在同一个平面上。可是在图中记为 OH 的两个氧原子 (O) 以及键合在上面的氢原子 (H) 却可以自由转动，并且大多数时间在上面所说的平面之外，虽然整个结构式为了方便起见都画在同一个纸平面上。显然，正由于在双键中有两个“额外的”电子，即所谓 π 电子

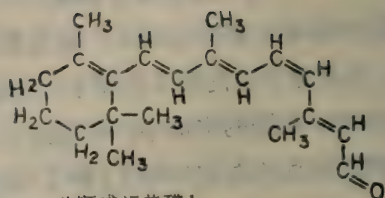
之故，使这个分子以这种方式固定起来。

除了图34A所示的那种安排外，还可能有另一种安排如图34B所示。在此分子中的四个碳原子以及键合在它们上面的氢原子虽仍位于相同的平面中，可是跟上一个分子相比，这个分子的两半彼此相对地旋转了 180° 。对应于这个化学式的物质称为马来酸。由于在延胡索酸和马来酸中的分子里每种原子的数目相等，所以称它们为同分异构体。这种特殊类型的异构体，它们之间唯一的差别在于原子相对于双键的位置上的不同，称为顺反式异构体。在马来酸的分子中，那两个较大的羧基（ $-\text{COOH}$ ）位于双键的同一侧，称为顺式异构体；至于在延胡索酸的分子中两个羧基坐落在双键的两侧，称为反式异构体。

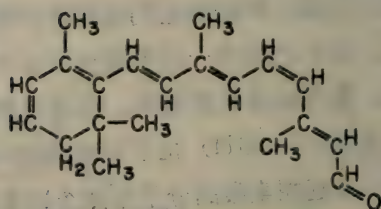
延胡索酸与马来酸具有截然不同的化学和物理性质。例如马来酸比起延胡索酸来，在酸性上强十倍，在水中的溶解度上大一百倍，在熔点上低 162° 。两者都无色，但都有吸收紫外辐射的能力。

跟其它分子一样，光子的吸收结果导致电子轨道的变更（第一章）。由于最活动的电子是 π 电子，因此它们首先受到影响。但当一个 π 电子变更轨道时，把分子的两个部分固定在同一平面内的力突然消失，并在电子返回到正规的 π 轨道上去之前，使这两半个分子有旋转的可能。要是在这段时间里转动得足够地多，回不到原位的话，这个分子就会转化为与它对立的异构体，也就是：

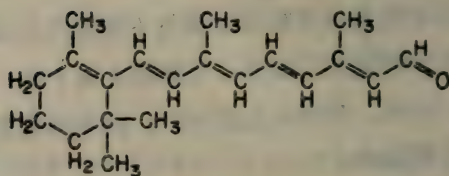




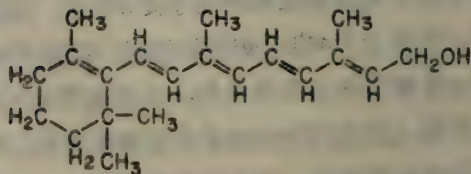
单顺式视黄醛 1



单顺式视黄醛 2



全反式视黄醛 1



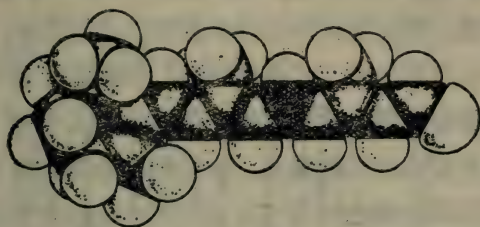
全反式维生素 A 1

图35 在视觉过程中有关物质的结构式

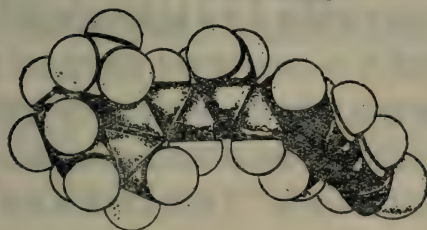
或 马来酸 + 光子 \rightarrow 延胡索酸 + 热量

象这种类型的光化学反应成为所有视觉的基础，不论在人眼中或者在昆虫和软体动物的眼中，都是如此。光敏细胞虽然并不含延胡索酸或者马来酸，但含有一种拥有许多双键的物质，叫视黄醛 (retinal)。视黄醛又称视醛或维生素A醛。

在人类和高等动物中有两种类型的视黄醛 (图35)，即视黄醛1和视黄醛2。视黄醛2比视黄醛1只少了两个氢原



全反式视黄醛1



单顺式视黄醛1

图36 视黄醛分子的模型。引自赫伯德 (R. Hubbard) 和克罗普 (A. Kropf):
“Molecular isomers in vision”, Scientific American, 1967

子和多了一个双键。就我们所知，在脊椎动物中的视细胞只含视黄醛1。而在整个动物界的全部视细胞中，视觉只由这

两种视黄醛中的一种（或两种都有）作媒介；如看到眼睛的设计是如此五花八门，那么，这类物质的一致性真要令人惊奇不止了。

在视黄醛中，那根与环偶联的长长的碳原子链被 π 电子云所笼罩，所有的碳原子都被它们固定在一个平面之中。因此，原子都不能自由地围绕着任何一个碳-碳键而转动，虽然在结构式中每隔一个键记成单键。

由于视黄醛分子的碳链上有如此之多的“固定的”或“刚性的”键，所以能排得出许多种顺反式异构体，其中有许多已被人工合成出来。可是很奇怪，自然界只选用了其中的一种，也就是在图中除在醛基左边链上第三个键为顺式外，其余都是反式的那种型式。我们把这种型式称为单顺式视黄醛，而不再去考虑那些可以由人工合成的其它型式的单顺式视黄醛了。

在视细胞中的光敏物质并不是游离的视黄醛，而是视黄醛与一种叫做视蛋白（opsin）的蛋白质相结合的复合体。总共有好几种视蛋白，不论哪一种，在跟两种视黄醛中的一种相结合后，就形成一种与众不同的光敏色素来。每种光敏色素都有它的特征吸收光谱。人眼拥有四种视黄醛-视蛋白复合体：视紫红质、红敏素、绿敏素和蓝敏素。它们的吸收光谱示出在图43中。

在脊椎动物中，光敏细胞在传统上分为两种类型：视杆细胞和视锥细胞。起初是根据它们的外形予以区分的，但现在已经以生化和生理为根据而予以区分。因而在人视网膜的

中央（中央凹）含有杆状的视锥细胞，而在鸟类的视杆细胞与视锥细胞间就很难能从外形予以区分。在人的视杆细胞中的光敏物质是视紫红质，同时有含红敏素、绿敏素和蓝敏素等不同类型的视锥细胞。视锥细胞都集中在视网膜的中央，

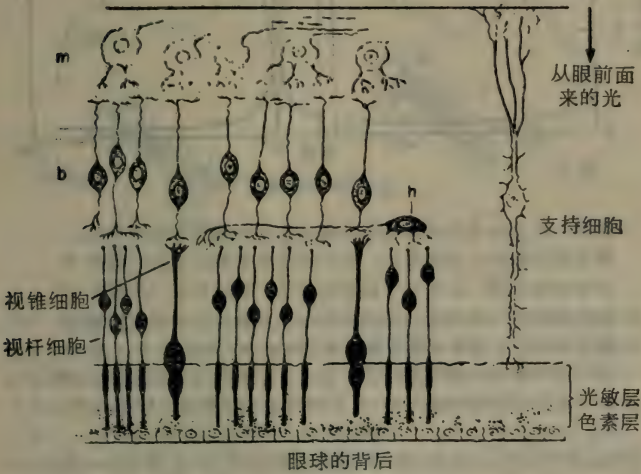


图37 脊椎动物视网膜的结构示意图。光线自上穿入。h, b, m—各种型式的神经细胞（水平的，双极的和多极的或神经节细胞。所谓的无长突细胞未予画出）。根据索森（M.Thomsen）和诺曼（T.Normann）：Boas-Thomsen Zoologi I, 7th ed., 1958

并在中央凹中作紧密的排列（图38）。可是在视网膜的中央本身却没有蓝敏素视锥细胞。我们的颜色视觉由视锥细胞居间传递；但在暗淡光线中的视觉，看到“所有东西都呈灰色”，却由视杆细胞居间传递。后者在紧围着中央凹的地带

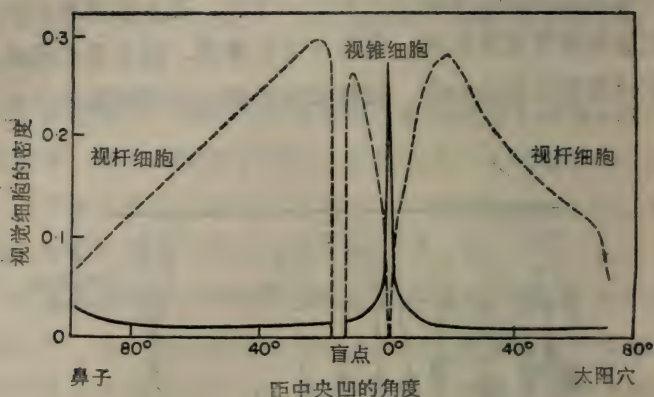


图38 在人眼视网膜不同部位视杆细胞与视锥细胞的分布。横坐标为距中央凹的角度。纵坐标上的刻度为每平方毫米中的视细胞密度，以百万个细胞为单位。视锥细胞（实线）大多数紧挤在中央凹里（虽然在其中部分缺乏对蓝光敏感的视锥细胞）。视杆细胞在距中央凹20—30°处最稠密，在盲点（视神经通入视网膜之处）处连一个视觉细胞也没有。仿自G.Φsterberg, *Acta Ophth. Suppl.* 6, 1935

中挤排得最紧密，但在整个视网膜的周围也都有一点。

现在让我们先看视紫红质，当它被光子击中时会发生什么情况。就我们所知，所发生的化学反应与其它视色素的相仿。

如同在图36中所示的那样，单顺式视黄醛分子形状是弯曲的。这个分子的弯链在视紫红质中镶嵌在比它大得多的视蛋白分子的一个槽里，镶得相当适合（图39）。那个视黄醛分子由其醛基与视蛋白分子相结合，即由醛基与视蛋白中的所谓氨基（一种属于赖氨酸的氨基，它是视蛋白分子的一个

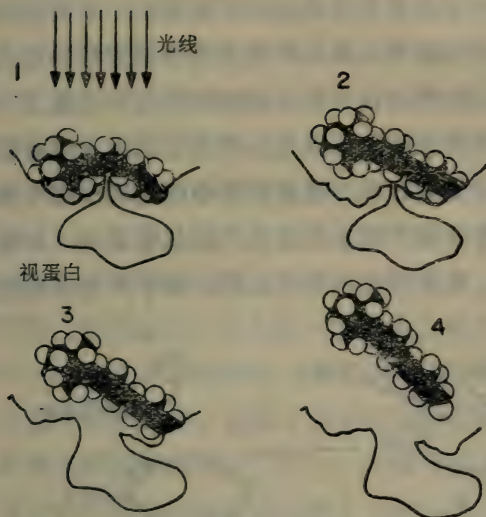
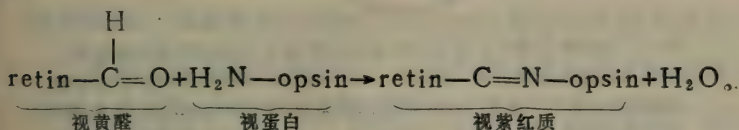


图39 视紫红质分子在其被光子击中时所发生的变化。单顺式视黄醛吸收一个光子(1)后转化成为全反式视黄醛, 就不再能镶配在视蛋白的表面上了(2), 图中只示出了视蛋白的一部分。由于在视蛋白中来自视黄醛的力减弱, 使视蛋白分子在形态上也发生了变化(3)。最后, 视黄醛分子完全脱离视蛋白(4)。引自赫伯德(R. Hubbard)和克罗普夫(A. Kropf): "Molecular Isomers in Vision", Scientific American, 1967

组成部分) 起反应。使视黄醛分子与视蛋白分子相结合的反应可以写成为:



这样就使视黄醛被一种位于分子端部的强大的力联结在视蛋白分子上, 而沿着整个分子还有较弱的引力也在起作用。

如果有一个光子被视黄醛分子所吸收，所发生的第一个反应就是跟我们曾在从马来酸转化为延胡索酸的顺反异构化过程中所看到的那样属于相同类型的反应。在这里的例子中，单顺式视黄醛被转化成为全反式视黄醛（所有的键都成反式构型）。光线在整个视觉过程中所起的作用可能只此而已。这看来好象是个很小的变化，但从它发端，却触发出一整套的化学、电学和心理学的过程，终于产生了视觉。

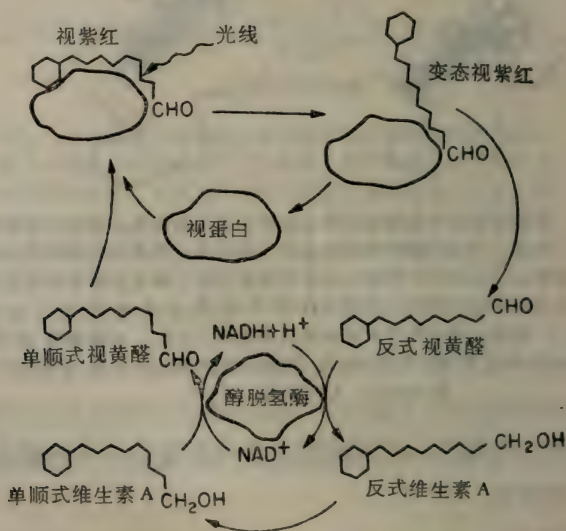


图10 视紫红质循环。视黄醛依靠光的作用从单顺式转化为全反式，从而从视蛋白分裂出去（图39）。然后视黄醛被醇脱氢酶还原为相应的醇，即全反式维生素A，同时把辅酶NADH氧化为NAD⁺。维生素A从全反式转化成为单顺式，又转而被氧化成为单顺式视黄醛，伴之以NADH的重新出现。单顺式视黄醛又与视蛋白连结而成视紫红质，从而完成了这个循环

如同在图36中所看到的，全反式视黄醛与单顺式视黄醛不同之处，在于前者有条直的碳链。所以在视黄醛分子吸收了光子之后，就不再能镶配在视蛋白的分子中的槽里了。它很快地从槽中被抛了出来，但在一段时间内还由它的最后一个碳原子上的强键附着在视蛋白上，它就好象是个绞链一样（图39-2）。接着发生的变化就是视蛋白分子形态的变化，这是由于来自视黄醛链的力已经消失的缘故。这个变化也发生得极快。在此之后，就触发一系列多少要慢一点的反应（图40）。水分子与视黄醛-视蛋白间所剩下的一个键起了反应（这个反应就是上面那个化学反应式的逆向进行的反应），所放出的视黄醛分子于是与一种酶（醇脱氢酶）起反应，被它还原成为全反式维生素A（图35）。这个酶的辅酶部分（NAD，与图16中出现的物质相同）在此反应中提供两个氢原子给视黄醛。下一步就是维生素A从全反式转化为单顺式的异构化反应，接着又氧化成为单顺式视黄醛。最后这个分子又重新被结合到视蛋白分子上去时，后者就恢复到它的本来面目，这个循环也就完成了。在大多数动物中，这一连串反应在原则上似乎相同，虽然多少有点改变。如在龙虾和章鱼中，视黄醛分子并不从视蛋白分子完全抛出。在有的情况中，视黄醛还可能没有先经过还原就回复到单顺式。

在以上所描述的循环中，从化学的角度来看其净结果等于零，各种物质只不过被所吸收的光能推动着围绕这个循环转而已。但是我们也知道这些反应必然产生某种结果，某种可以导致视觉印象的结果。试问这个疑团如何解释呢？

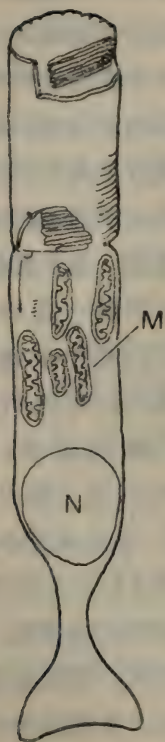


图41 青蛙的视杆细胞，已部分切开以显示其内部结构。光敏感端画在上部，它背向光线，其中充满了含有视紫红质的膜。这些膜是由外膜凹进去褶皱而成的，并且在终端处分裂成为扁囊（参阅图5B中在叶绿体里的类囊体），在细胞面向光线的部分有个细胞核（N）和几个线粒体（M）。底部的扁平面与一个神经细胞接触

在这些反应与出现神经冲动之间究竟发生了什么事情，这是我们在视觉的研究中知道得最少的。我们建立理论所根据的重要事实有两个：（1）一个视杆细胞在吸收了一个光子就可以触发一次神经冲动；（2）在吸收光子后，神经冲动出现得如此之快，使视黄醛分子可能来不及从视蛋白分子完全脱离出来（如上所述，这在某些动物中是根本不会发生的）。因此触发神经冲动的反应必定是循环中的最初的几个步骤之一。很可能就是图39中视蛋白分子从状态2到状态3时所发生的那个形态的变化。也可能当视黄醛分子从槽中蹦出来时所发生的电荷位移是一个重要的变化。

由一个光子触发一次神经冲动（这可以用电子仪器加以测量）意味着巨大的能量放大。当工程师们构造电子放大器时，他们使用电子管或晶体管。这些元

件的电导性可因外界微弱的影响而改变。于是微小的（电的）影响就能够使通过电子管或晶体管的电流发生改变。

对于视细胞中的放大作用，已提出了两种假说。第一种假说所根据的事实是视紫红质分子所安顿的场所，是在把细胞分隔为两部分的薄而褶叠进去的膜里（图41）。这种膜的厚度似乎与单个视紫红质分子的厚度几乎相等，就是说这种分子在膜里作单层的排列。

如果膜是电绝缘的，并且在它的两侧存在着电位差，这样就可能发生以下的情况：视紫红质的光化学变化引起一处绝缘出现一个缺口，电子（或离子）就开始从膜的一侧通过它流到膜的另一侧。这一漏电过程一直持续到视紫红质循环（图40）完成时为止。于是，就有时间使许多电荷漏了过去。这样一来，一个光子就能引起好多电荷的重新分布，也就是说存在着一种放大作用。

另一个解释这种放大现象的假说，是以某些种酶的巨大的催化能力为基础的。已经知道，神经冲动从一个神经细胞传递到另一个上去涉及到好几种酶的作用，因此很清楚，它们必须足够迅速地起作用才行。例如一个乙酰胆碱酯酶分子每秒钟能把300000个乙酰胆碱分子裂解为胆碱和醋酸。也许视蛋白也是一种酶，它有把物质X转化为物质Y的能力。在黑暗中，视黄醛遮盖着酶分子的活性部位，成为一种抑制物。但在视黄醛受到光子的作用而发生顺反式异构化后，就把视蛋白的活性部分暴露出来了。这借图39之助能看得很清楚。

已经知道有其它几个光线靠掰掉一种抑制物而使一种酶活化的实例。其中一个例子就是光对于细胞色素氧化酶的作用。这种酶所催化的是人类和动植物的呼吸反应链中的一个反应步骤。一氧化碳烟雾或汽车废气中之所以有毒，就是因为它能附着在细胞色素氧化酶和血色素即血红蛋白上，从而阻止了它们的功能之故。但如对中毒的细胞色素氧化酶用光照射，就能恢复其活性，这是因为光子把一氧化碳分子敲掉了。

不论放大的机制究竟是什么，这些种物质完成视紫红质循环并重新形成视紫红质所费的时间越长，放大的倍数也就越大（因为经过膜上漏洞流过去的电荷就越多，或者能被一种活化的酶所转化的分子数就越多）。在这里我们不难看出在图40中所有化学反应的一个目的，这些反应乍看起来好象不需要这么慢和这么复杂。但在另一方面，视紫红质的重新形成当然不应等待太久。因为在原始情况未恢复之前，这种色素分子对可能击中它的光子不会敏感。可见，自然界不得不在高放大倍数（从而有高光敏性）而重激活时间较长与低光敏性反应过程较迅速之间进行抉择。如上所述，一个视杆细胞可由一单个光子触发之，它如受到强光照射使其所含的视紫红质分子全部分解的话，需经过10分钟才能有一半恢复，经过35分钟后，99%得到恢复，此时视杆细胞才算回到了它的黑暗适应状态。

至于视锥细胞所拥有的光敏性，（经黑暗适应后）只及视杆细胞的几分之一，但在另一面，它们恢复得很快。含有绿

敏素的视锥细胞在80秒钟内恢复一半的色素，在7分钟内恢复99%。这样的恢复速度除了别的以外，还决定了眼睛每秒钟能“拍多少张照片”。人的眼睛本来不是为驾驶喷气式飞机甚至汽车而设计的，在最好的情况下，也只能每秒钟录下50个像。由此之故，日常使用的电灯虽然以每秒钟100次（在美国为120次）的频率而闪耀，我们的眼睛所看到的却好象它们在发出稳定的光线似的。业余者拍的电影片（每秒钟35幅图片）看起来就感到有点闪烁。鸟类和蜜蜂比人高明些，每秒钟记录高达150张像。这是生物学上的需要，因为一只捕捉昆虫的燕子是以每秒钟30多米的速度飞行的。

但在许多动物中，它们的视细胞的反应要比人类的慢得多。例如大白鼠在其视杆细胞中视紫红质的恢复要比在人眼中的慢三四倍，而且它根本没有那些快速的视锥细胞。因此如把一只大白鼠放在强光下，可使它目盲好久，也就是需经过较长时间才能使大白鼠的眼睛重新适应于暗淡的光线。

人眼的明暗适应性可以照以下的方式观察：受试者先用一只眼注视一张白纸。在纸面上照以不同强度的（有的实验采用不同波长的）闪光。然后一次次发生强度逐渐增高的闪光，让受试者说出哪次闪光已经强到能够看得见了。这首次看见的闪光，称为有阈强度的闪光。实验可以安排得使那照明的纸面对应于视网膜上某个部位。图42示出阈强度如何在眩目强光照耀过后在黑暗中逐渐下降（也就是眼睛的光敏性逐渐增加）的情况。这条适应曲线分为两部分。在接受眩目强光后的第一个阶段中，视锥细胞比视杆细胞敏感，因此整

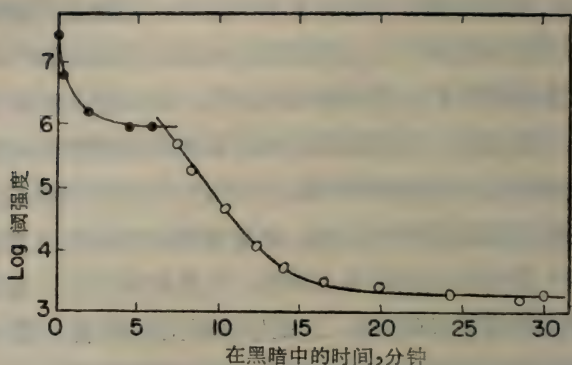


图42 人眼从白昼视觉到黄昏视觉的适应速率。横坐标代表表经强光照耀过后, 眼睛在黑暗中所经时间。纵坐标代表作在对数坐标上的相对光强度 (这样的话, 7 所表示的强度100倍于5所表示的)。曲线表明在不同时刻所能看得见的最弱闪光 (阈强度)。在前7分钟里曲线所循的是视锥细胞的适应方式, 因为它们是在此期间内最为敏感 of 细胞。在大约7分钟时, 视杆细胞已经恢复到比视锥细胞更加敏感的程度。光线的颜色只当明亮到足以刺激视锥细胞时才能确定 (小黑点)。小圈代表闪光虽能见到, 但其颜色是什么却不能确定。引自赫克特 (S. Hecht) 和施拉尔 (S. Shlaer), *J. Opt. Soc. Am.*, 28, 269, 1938

个眼睛的敏感性, 取决于视杆细胞的敏感性。大约在黑暗中经过了7分钟之后, 这条适应曲线的斜率发生突然的变化, 光敏性的增加速度比以前快得多。这是因为此时视杆细胞的光敏性已经赶上了视锥细胞之故。此后, 整个眼睛的阈强度只决定于视杆细胞。已经发现, 每种视细胞光敏性的对数与未褪色的视色素的数量之间有线性的关系。

在暗适应时期的第一阶段 (0—6分钟) 里, 受试者能

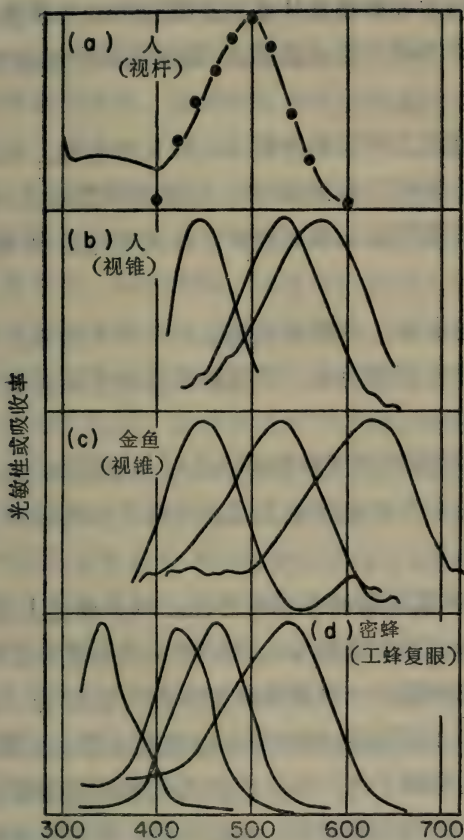


图43 人视色素和其它动物视觉的光谱。a.人。黑点表示暗适应好的视网膜的光敏性或作用光谱。曲线表示视杆细胞中视色素(视紫红质)的吸收光谱。对波长不到450毫微米的光线来说,整个眼睛的光敏曲线(未予画出)由于在晶状体中遭到吸收之故,低于黑点曲线;这种偏差随年龄的增加而增加。b.人。三种视锥细胞中的视色素的吸收光谱。吸收高峰自左至右分别为蓝敏素447毫微米,绿敏素540毫微米,红敏素557毫微米。c.金鱼。三种视锥细胞中的视色素的吸收光谱。d.蜜蜂(工蜂)。复眼中的四种视细胞的光敏性曲线。蜜蜂除了有两只复眼外,还备有三只单眼

说出那阈闪光的颜色是什么（在图42中的小黑点），但以后他就说不出了（图中的小圆圈）。这说明只有视锥细胞能看出颜色。

视锥细胞之所以能辨别不同波长的光线，是因为事实上有三种含不同视色素（红敏素、绿敏素和蓝敏素）的视锥细胞之故。每种类型的视锥细胞都各有不同的光谱敏感性（图43）。

从原理上讲，各种视锥细胞的作用光谱理应与上述三种色素的吸收光谱相吻合。曾经采用各种方法来确定这几种光谱。

（a）对视网膜提取物中的各种色素在溶液中进行测量，有时是在分离和提纯之后进行的。用此法不可能显示出蓝敏素的存在。

（b）测量眼睛的光谱敏感性，例如通过上述的阈强度测定法。在这样的实验中，可以把一只正常的且暗适应的眼睛的光敏性曲线与一只曾暴露在强烈的远红光（波长超过700毫微米）的眼睛的相比较。远红光主要由红敏素吸收，它就这样地褪掉了色。所以在这两只眼睛的曲线之间的差别（或同一只眼睛在褪色前、后的差别）理应代表红敏素的光谱。按照同样的理论，也可以用较短波长的强光在先期合宜地照耀过后，确定出绿敏素和蓝敏素光谱。

（c）正常眼睛的光谱敏感性可以与色盲人的敏感性作比较。在“正常曲线”和“色盲曲线”之间的差别就应该代表他所缺失的那种色素的光谱。不过也可能有的色盲并不是

因为缺少色素所致，而是因为某种色素存在于错误的视锥细胞里。例如应该只含红敏素的视锥细胞里却含有绿敏素。对这方面的了解还很不够。通常的红色色盲症是由于缺乏红敏素之故。

(d) 以上c法和d法用人作实验不难，因为受试者能够说出什么时候闪光可产生一个视觉上的印象。这种方法也可以用于某些种动物，例如蜜蜂，因为可以训练它们使其食物与某种波长的光相关联。用动物作实验，还有一种可取的方法，就是当视细胞受到刺激时，把在神经系统中所产生的电信号给引出来加以记录。这种引出术可实施于神经系统的不同水平上，从视细胞直到大脑中的“知觉区”。用这种方法还可以追踪从视细胞到视觉感觉的复杂通路。

(e) 可以把各种波长的光照在生物体（动物或人）的眼睛上，再把从眼睛反射出来的光强记录下来。有的光已经通过视细胞两次（第二次发生于光线从视细胞后面的组织反射回来时）。因此在测得的反射光谱中留下了各种色素的“烙印”。这种方法也可以用来比较处于不同适应状态中的眼睛以及比较正常的和色盲的眼睛。

(f) 用一种叫做显微光密度计的仪器可以直接测量单个视杆细胞和视锥细胞的吸收光谱。在此情况下，也能记录出在暗适应的与褪色的细胞间的“差光谱”。由于技术上的原因，在这种测量中的大多数都是用测量光束通过垂直于自然光路的细胞来进行测量的。这受到有的科学家的批评，他们相信视细胞的几何因素和“波导性质”都非常重要。（见第

96页)按照他们的理论,不同类型的细胞应该依靠它们的尺寸和折射率而被“调谐”到不同的波长,对颜色视觉来说这应比各种不同色素的存在更为重要,但最近已有可能在自然光的方向记录其吸收光谱,并没有发现任何足以否定“色素”理论的情况。

凡是对科学不十分熟悉的人,会对用以上简介的各种方法所作出的结果并不完全吻合感到惊讶,也会对使用不同方法的科学家在某些观点上并不一致感到惊讶。但有的不一致之处也不难解释。完整的眼睛对蓝光的敏感性要比色素的吸收光谱所示者低。这是因为一部分蓝光被晶状体所吸收(老而弥甚),部分被在中央凹中的色素叶黄素所吸收掉的缘故。有一个至今还得不到解释的不一致性是用上述的a法所产生的色素的吸收能力,在数值上要比用f法所得的大得多(3—13倍)。对各种色素的吸收峰来说,用不同的方法也产生多少有点不同的波长数值。

从不同类型的视锥细胞(分别含红敏素、绿敏素和蓝敏素的视锥细胞)出来的信号由神经系统处理的方式,总起来说是它们的相对强度决定了所感觉的颜色是什么。取“总起来说”的保留态度很是重要,因为颜色的感觉比在这里所能描写的要复杂得多。

早先曾经提到过在一个视杆细胞中吸收一个光子就足以触发一个冲动。这并不意味着一单个光子就引起一种视觉。事实上要引起视觉,需在含有大约500个视杆细胞的一小部分视网膜内几乎同时(不到百分之几秒)吸收大约6个光子

才行。在时间和空间上散布得更稀的信号，就会被在视网膜中的所谓神经节细胞所过滤掉。试问这样做的目的何在呢？为了明白其中的道理，不妨跟人造的测量仪器作个比较。

在所有电子测量仪器中都存在着一定量的“噪声”或不规则的干扰。当涉及到高放大倍数时，这种噪声就特别明显。当然，干扰以不同的方式而发生。有一类在所有物质中都存在的噪声不可忽视，那就是由原子核和电子一类小粒子的不规则的热运动所引起的干扰。这类运动譬如说能使某个电子从一只电子管的阴极上蹦跳出去。这个电子的位移意味着微小的电流波动，它跟信号一起经几次放大后引起一个可觉察的效应，例如在一只喇叭中出现一个噪声或者在一只仪器中出现指针的摆动。噪声限制了电子仪器的实用灵敏度，至少当有许多快速的变动要予以记录时以及当同样的记录不能重复多次而予以平均时，情况就是如此。

视网膜的视细胞既然有高度的放大性能，当然也存在着不容忽视的噪声。发生噪声的最根本原因，跟在电子仪器中的相仿，就是物质组成的热振动。这种分子的连续振颤不时引起异构化反应的发生，使得即使在没有吸收光线的情况下，视黄醛分子偶而也会蹦了出来。在发生此事时，就会由视细胞送出信号。如用一台灵敏的电子光度计测量非常微弱的光线时，可以把光电管放在液氮（ -196°C ）中冷却以减少噪声，因为低温可使热振动大为减小。但为了增加人的眼睛的灵敏度就不可能这样做了。这就是为什么视细胞不把信息直接送交大脑，而是通过视网膜中的二极细胞和神经节细胞把信息

转送的原因。不妨说，神经节细胞的功能就是要对好几个相互矛盾的报告进行核实。只有那些可靠的报告才被送交大脑。

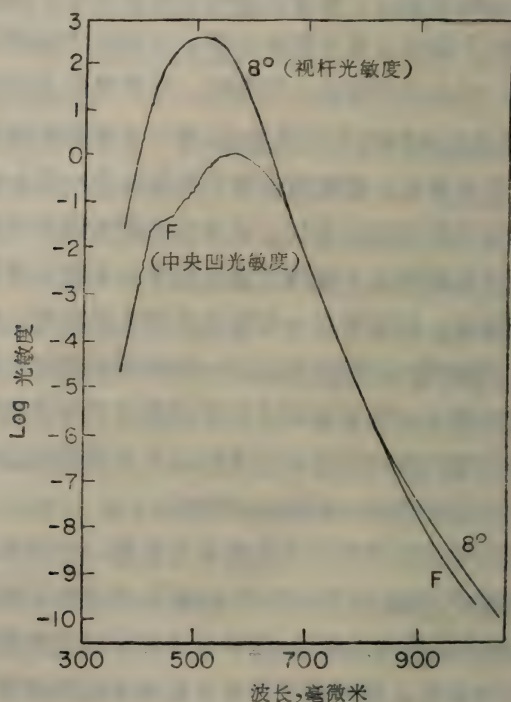


图44 人眼视网膜对不同波长的光的敏感度。下面的曲线(F)所示的是在中央凹处以视锥为主的光敏度。上面的曲线是在中央凹之上 8° 处以视杆为主的光敏度。纵轴是在对数坐标上的光敏度。因此在2处的光敏度为1处的十倍，为0处的百倍。虽然中央凹光敏度的最大值所处的波长大于视网膜外周处光敏度的最大值，但是在长波波段中的中央凹光敏度也并不超过外周处的高度。引自塞利格 (H.H.Seliger): "Light, Physical and Biological Action", 1965。

大家不免会想：视紫红质既然会自发地（就是在不吸收光时）起反应，那么它作为一种视色素似乎不太合适。这并非如此。事实上视紫红质是一种非常稳定的化合物，特别需考虑到它是一种本身具有很复杂结构的蛋白质。可以估计得出，如把一个视紫红质分子单独地在体温条件下放在黑暗之中，平均要经过220年才会发生一次异构化反应，但这种反应是随机地发生的，那就是说，有的分子发生反应历时长些，有的历时短些，如有大量这样的分子，那么到220年时，约有一半起过异构化反应。换句话说，任一分子在某秒钟内发生这个反应的可能性（概率）只有百亿分之一（ $1/10000000000$ ）。但由于在一个视杆细胞中大约有30000000个视紫红质分子，因此平均大约每隔5分钟就要误发生一个反应。而且因为在每只眼睛里有大约125000000个视杆细胞，所以要是视细胞把每个因此而生的冲动都直接送交大脑的话，我们就会在黑暗中无休止地看见缤纷的焰火！

视锥细胞里的绿敏素和红敏素这两种色素不象视紫红质那样稳定，因此视锥细胞的噪声水平高于视杆细胞的水平（在暗适应的条件下）。有的科学家认为这就是在暗淡光线中它们不起视觉作用的主要原因。较高的噪声水平并不是由于在设计上有什么不完善。由于事物的根本性质，那些含有红敏素和绿敏素的视锥细胞（它们占了视锥视觉中的主要部分）必然有高的噪声水平。

因为红敏素和绿敏素的异构化作用的作用光谱和吸收光谱（高峰分别位于577和540毫微米处）与视紫红质的（高峰位

于507毫微米处)相比,朝长波方向移动,所以要从其轨道上“提”出一个 π 电子、断掉双键,从而触发顺反式异构化作用所需的能量也要少一点。因此,红敏素和绿敏素分子从别的分子通过随机击中以获取能量的可能性也比视紫红质大,结果使它们比视紫红质有更多的噪声。在人造的光电管中也是如此,对长波辐射的高灵敏度总是与高水平噪声相联系的。在光敏度高峰上33毫微米的位移(从视杆的507毫微米移到绿敏素视锥的540毫微米)如按物理公式计算,结果应使噪声大约增加一千倍。这与视细胞中的实际情况似乎是相当一致的。

在生物界中的颜色

在上节中我想说明动物看见东西的各种不同方式,它们觉察颜色和形状的能力,本身都是非常值得研究的领域。不亚于此的还有试图把视觉纳入自然界的篇章之中,研究它在不同的生物类群间和在生物进化过程中的作用。这里仅对其少数几个方面略为提一下。

开花植物与昆虫的共进化

“细看那田野里的百合花……即使所罗门的全部光辉,(所罗门是古以色列国王大卫之子,以智慧著称——译者)也难与其中的一朵相匹敌”。

为什么在花朵的世界里包藏着如此之多的美丽和色彩?

要是我们把自己看成是造物的主人和最终目的，那么花朵的作用当然就是为了取悦我们。但是在生物学上的实际意义却不在于我们的视觉之中，而在于昆虫的视觉之中。花朵是植物的生殖器官，在为生存而进行的竞争中，凡是成功的植物，都能在雄性和雌性的器官之间安排好了可靠的“邮政”。在原始的植物中，雄性细胞大都在水里靠鞭毛之助而随机地传播（在有些例子中，雄性和雌性生殖细胞都能活泼游泳）。当一个雄细胞（精子）靠近一个雌细胞（卵）时，一种化学感觉（“味”或“嗅”）开始起作用，从而控制着鞭毛使之朝正确的方向游动。在作为达到开花植物的过渡桥梁的针叶树中，花粉随风而传播。在许多其它开淡色小花的植物诸如许多禾本科植物（如黑麦）和柔荑花序的植物（如白杨）中，情况也是如此。在那些我们在日常生活中称之为花卉的植物中，其生殖器官的主体由彩色的花瓣（或其它惹人注目的部分）所包围，其花粉的传播由动物作媒介，绝大多数由昆虫媒介。夏天的原野在我们看来之所以到处是美丽的花朵，只不过是因为在我们的颜色视觉与昆虫的颜色视觉之间存在着相似性的缘故。由于这种相似性，使同样的化学物质表现为既对我们有吸引力又对昆虫有吸引力。要是昆虫只看得见我们所看不见的紫外线而看不见其它色彩的话，那么我们所见到的自然界就不会象现在这样的绚丽多彩，因为植物只迎合昆虫的视觉，不会去迎合人类的。但也难说，要是那样的话，没准人类和哺乳动物视觉的进化会照不同的路线发展。

当然，说花朵的颜色的进化是由昆虫看东西的方式所决定的，这是一种粗糙的简单化说法。在这两个类群的生物体中所发生的进化是以小步子一步步通过互相适应而发展的。这种互相的适应还发生在其它方面：芳香—嗅觉，花蜜—味觉—消化道，等等。究竟这些种适应具体是怎样进展的，以什么样的次序进展的，都难以断定。

通过对化石的研究，可以测定出最早能飞的昆虫出现在石炭纪，就是在大约三亿年之前。从这个地质年代开始，也进化出最早的开花植物。可是我们对于最早花朵的颜色是什么，尚无所知。将来的科学也不是不可能提供更多的资料的，那时候，分析技术已进步到可以获得更多有关化石形成过程中所发生的各种化学变化的知识。

昆虫与人类在颜色的感觉上虽然有共同的性状，但也有不同之处。许多勤奋采花蜜的昆虫能看见紫外线为一种特殊的颜色（见图43d）。在有的花朵里还有我们所看不到的导引昆虫的花纹。图版14和15所示的是那些在人的眼睛里所看见的是均匀黄色的花朵，但在紫外线相片中显示出与用可见光相片很不相同的花纹。

保护色和伪装

保护色和伪装是不同类群的生物体怎样彼此影响其外表的另一类实例。对这类现象的科学普及读物请看帕特曼（A. Portmann）所写的书。在这里稍稍触及一些生化方面的问题。

在久远以前，原始的植物就已经解决了制造叶绿素的问题。这种物质业经证明在光合作用中作为一种“电子泵”是非常有效的（第33页），并且在植物的生存竞争中战胜了所有其它的竞争对手。植物对叶绿素的选择，强迫许多种类的动物（蜥蜴、蚜虫、蝎，只是其中少数几个例子）去合成它们本身的相配的绿色色素。当然，这些色素在化学结构上与叶绿素大不相同。其结构在每个类群的内部经过不少变迁直到它跟绿色植物的颜色尽可能地合拍为止。调节这种保护色的因素乃是在捕食者（鸟、寄生蜂等）眼睛的视色素对光波的吸收。

拟态

有许多动物备有独特的保卫其自身的方法，因而毋需使用保护色。黄蜂就是这类动物的好例子。它们并不可口（我推测如此），而且会螫别的动物或人，因而食虫的鸟类见了它们反而要躲开。（鸟类并没有躲避黄蜂的本能，这是后天学会的）。黄蜂身上有鲜艳的色彩，所以很容易觉察到它并且认出它。象这类色彩称为警戒色，这对黄蜂和鸟类都有好处。可是，另外却有许多“可口”而不螫人的昆虫，它们采用了假冒黄蜂的色彩，使鸟雀不敢吃它们。实例有食蚜蝇、柑桔大实蝇、透明翅的蝴蝶和好几种甲虫等。有一种叫黄蜂花蚬的甲虫，不但在色彩上而且在飞行模样上都非常像一只普通的黄蜂，其道理也是一样。有许多蜘蛛和昆虫在形状和色泽上模拟蚂蚁和瓢虫，因为鸟类都不喜欢吃它们。瓢虫能分泌一种使鸟吃起来恶心的液体，而它们的红黑色相间的斑

点花纹应看作为一种警戒色。最为漂亮的例子是在几种热带蝴蝶之间所见到的拟态(有一种斑蝶科的蝴蝶,鸟类吃了它就要恶心呕吐。幼鸟吃过它一次,就终生不敢再作第二次的尝试。同时有一种属于蛱蝶科的好吃的蝴蝶,应该说是鸟类的佳肴,可是因为它的翅膀花纹色彩竟同那种斑蝶相像得很难区别,所以鸟类见了,误认为是难吃的斑蝶,就不敢去吃它——译者)。

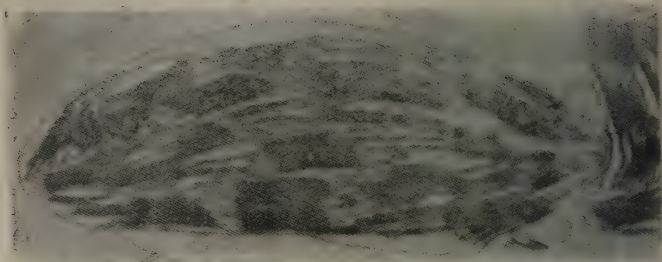
虽然拟态在昆虫和蜘蛛中最为普遍,但在其它动植物类群中也有许多实例。兰花表现出了几乎令人难以置信的一整套高明的办法,引诱昆虫去传播它的花粉。有一种欧洲产的蜂兰,它不分泌花蜜,可是所开的花具有与雌性黄蜂 *Gorytes* 非常相象的形状和气味。相象的程度如此之高,竟使 *Gorytes* 雄蜂试图跟这种兰花交配,就这样传播了它们的花粉。

有毒的南美洲的赤链蛇身上有红、黄、黑三色相间的节段(警戒色),同时就有别种无毒的蛇模拟它的色彩斑纹。

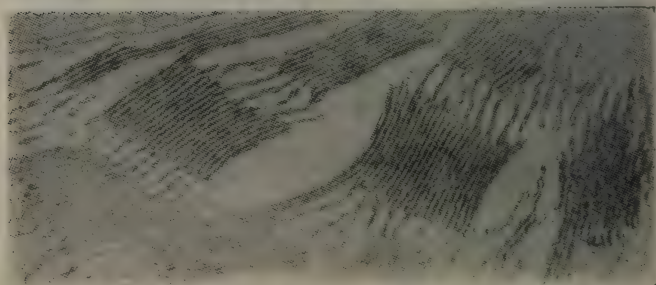
大家知道杜鹃并不孵它下的蛋,而是把蛋下在别种鸟的窝里,以便和别种鸟蛋混在一起。为了使义父母收留这只外来的蛋,在蛋的外表色泽上要跟窝里原有的蛋相差不多才好。在芬兰,最普通的宿主是红尾鸲、麦耳雀和石鹳。杜鹃和这几种鸟都下一色的蓝色蛋。相反,在瑞典南部,最普通的义父母是不同种类的鸣禽、鸚鸟和鹌鹑、鹌鹑的蛋在浅色底子上散布着大小不等的棕色斑点,因此在瑞典南部生活的杜鹃下的蛋,也有相似的色彩和斑点。



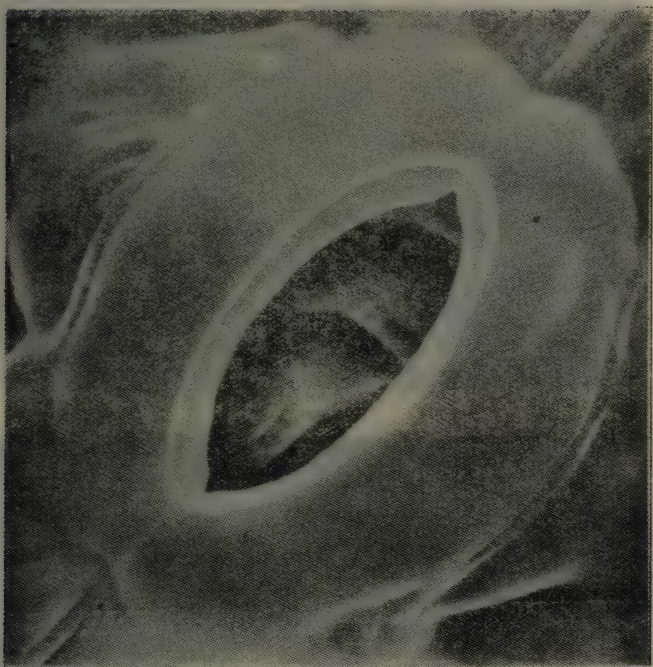
图版1 古埃及国王阿肯纳坦（公元前1370—1352），王后内弗蒂蒂和他们的孩子们在仁慈阳光下的行乐图。太阳光线末端的小手象征“行动”、“效力”和“保护”。有几条光线把生命的符号“安克”指给国王全家看。相片摄自Tell el Amarna的石雕，开罗大学塔克霍尔姆（V. Tackholm）教授赠



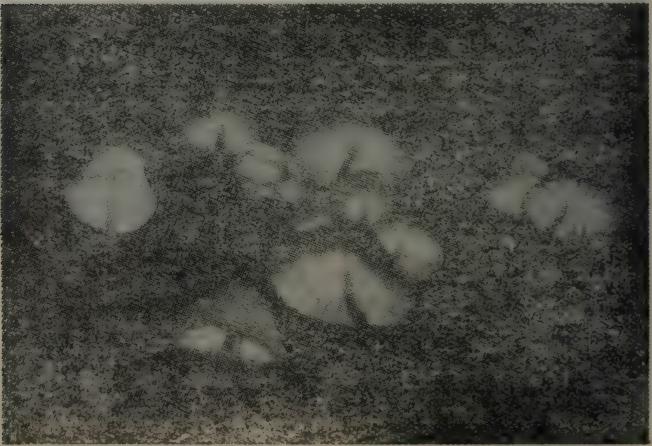
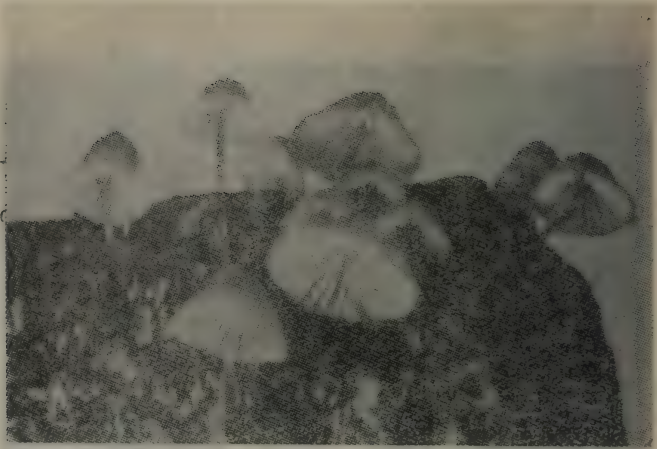
图版 2 水草（伊乐藻属 *Elodea*）的一个叶绿体的电子显微图片（在其右边还可见到另一个叶绿体的小部分）。包裹叶绿体的膜实际上是双层的，虽然在这个放大倍数下它似乎只有一层。叶绿体的内部填满了扁圆形的膜囊泡，叫类囊体。许多小的类囊体叠成一个个基粒，其间由大的类囊体联起来。叶绿素安顿在类囊体膜之中，夹在类囊体之间的有基质，中含大量的酶。参阅图 5 B 的示意图



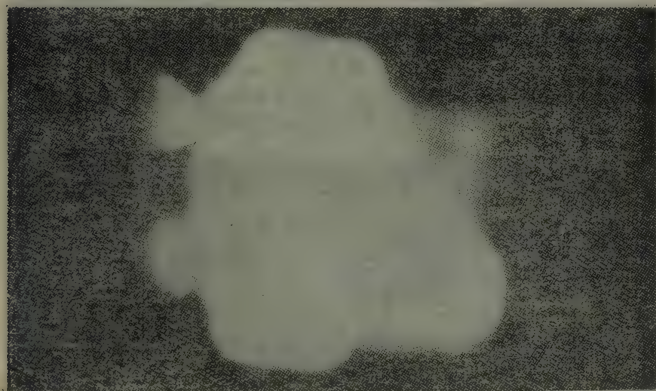
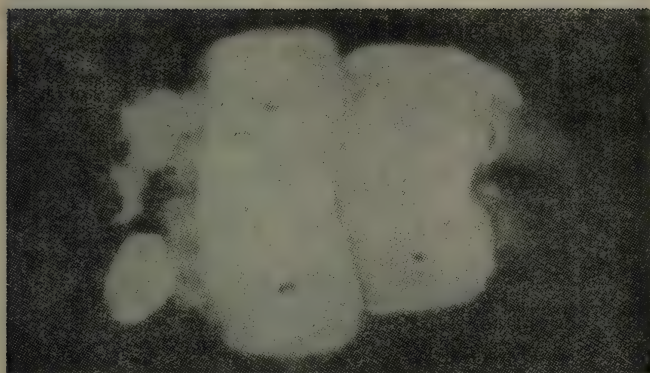
图版 3 放大倍数比图版 2 更大的几个叶绿体基粒。图版 2 和 3 摄于伦德大学动物系，与考里（T. Kauri）合作摄制



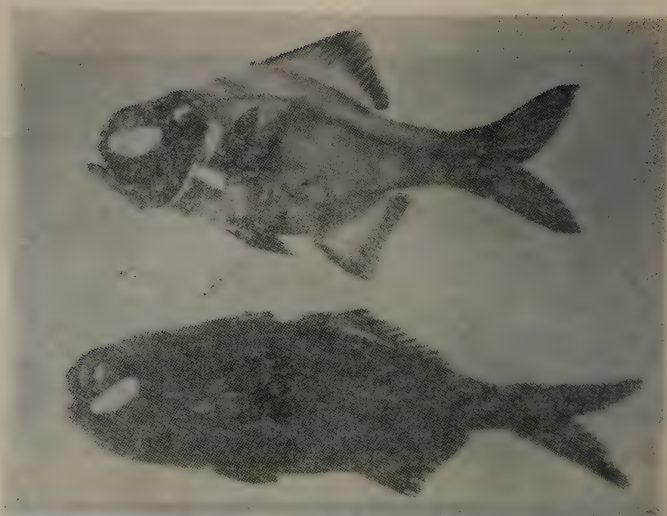
图版 4 在一片黄瓜叶子表面上的一个气孔。从气孔开口处望进去，能见到叶内部专司光合作用的细胞，用扫描电子显微镜放大3500倍。引自特劳顿（J. Troughton）和多纳森（L. A. Donaldson）：Probing Plant Structure一书



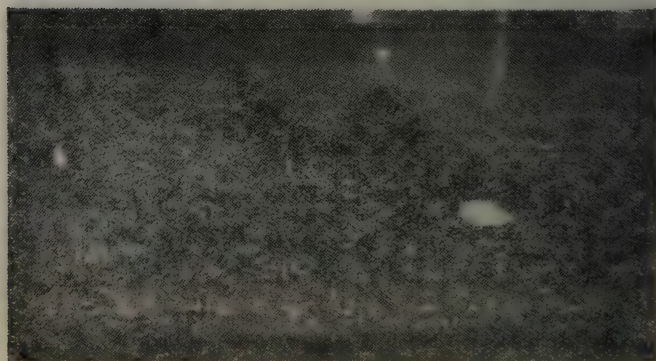
圖版 5 发光菌 *Mycena Lux-coeli* Corner 在日光下 (上)
和在暗室中自身发光 (下) 所摄的相片, 日本横须贺市博物馆
哈尼达 (Y. Haneida) 摄



图版 6 在灯光下(上)和自身发光(下,)所摄的一只萤火虫的腹部。这一段腹部不是活虫的一部分,它在干燥状态下已经放置了一年之久。但在照相之前用ATP的溶液予以润湿过。从萤火虫得出的提取物如与ATP混和,也会发光,这已被用来作为ATP的一种测定方法



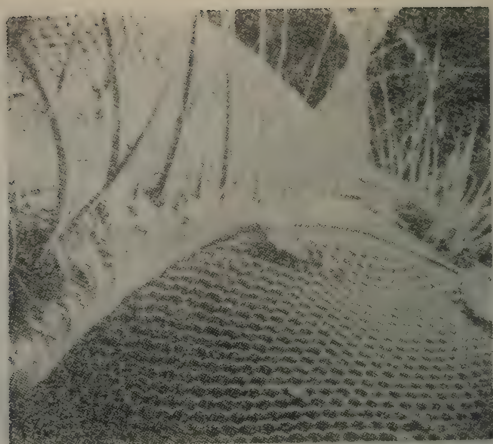
图版7 两种发光鱼，一种灯鲈鱼(*Photoblepharon palpebratus*) (上)与一种灯眼鱼(*Anomalops katoptron*) (下)，在日光下所照的相。对这两种鱼的描述见第76页正文。横须贺市博物馆哈尼达摄



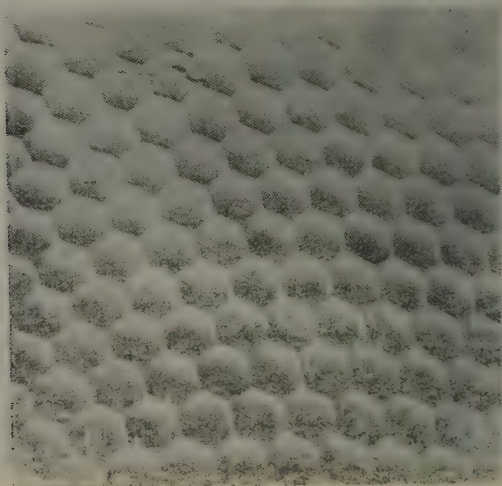
图版8 正在游泳的发光鱼灯鲈鱼属 (*Photoblepharon*)。在一只暗淡照明的缸里由它本身所发的光照的相。横须贺市博物馆哈尼达摄



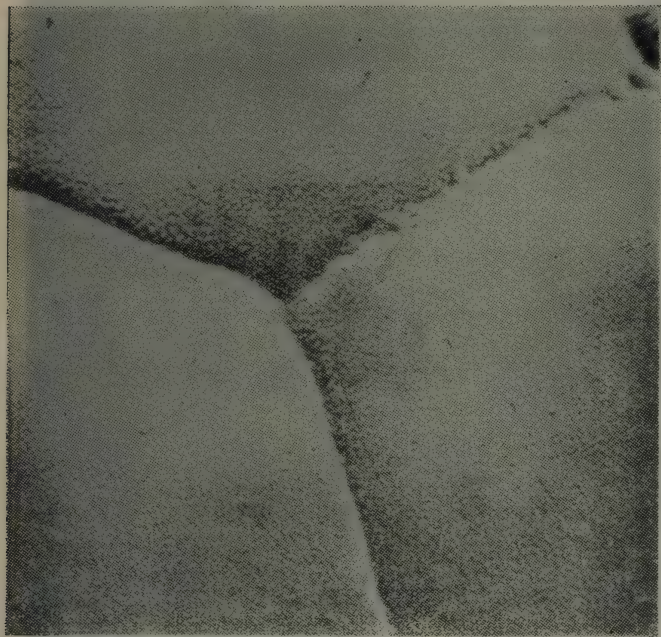
图版 9 一只蝇虎（跳蜘蛛）站在手指头上侦察了望。两只大的中眼和两只小的侧眼都“虎视眈眈”的样子。这些眼睛的内部构造见图30所示。作者摄



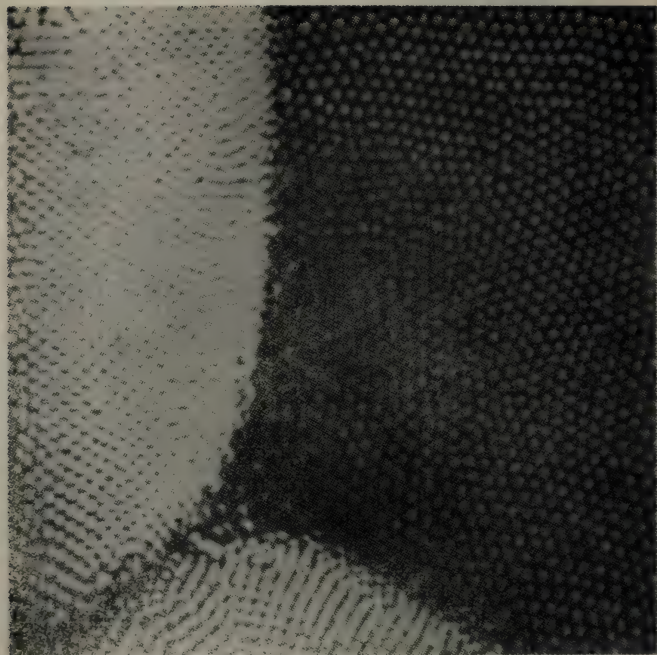
图版10 一只苍蝇头部两只复眼的一部分，各有为数众多的小眼



图版11 一只黄蜂复眼的表面。每个六方形是一个小眼的晶状体

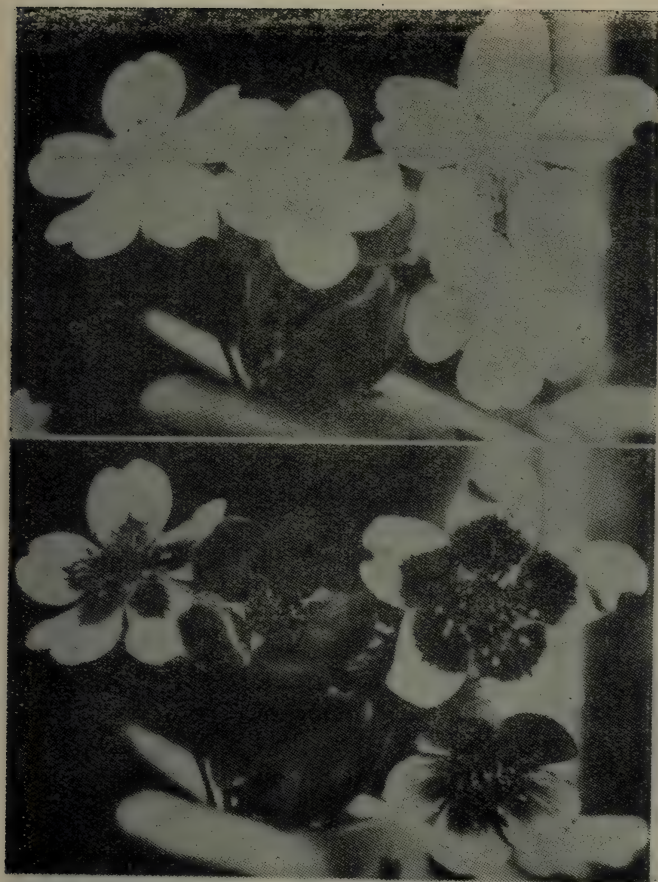


图版12 图版11的进一步放大,显示出三个晶状体的一部分。
表面近乎光滑

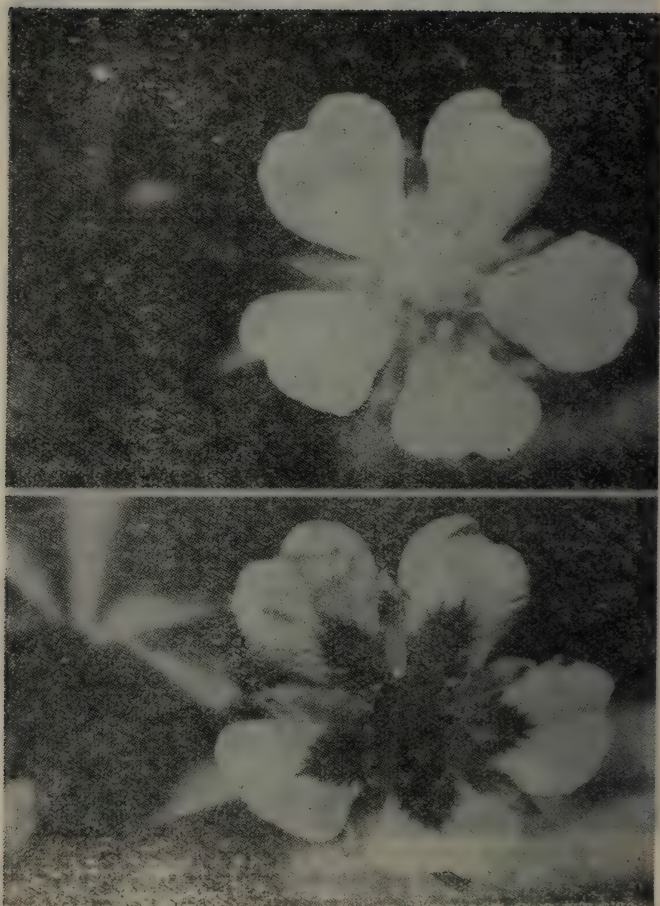


图版13 一只夜蛾复眼的三个小眼晶状体的一部分。晶状体的表面盖满了为数众多的“抗反射的小乳突”。

图版10—13都是由伯纳德 (C.G.Bernhard) 教授用扫描电子显微镜摄制的



图版14 对人眼看来外貌相似的四朵花（颜色均匀，花瓣黄色）。上图是在普通的白光下摄制的相片，下图是在波长大约370毫微米的紫外线下摄制的。每张图的上排是委陵菜属的三个物种（左起匍匐委陵菜 *Potentilla reptans*，金老梅 *P. fruticosa*，和暗色委陵菜 *P. anserina*）。下面右边一朵花是匍枝毛茛（*Ranunculus repens*）。一只蜜蜂依靠它对紫外线的视觉能区别这四朵花。作者摄



图版15 在白光中匍匐委陵菜 *potentilla reptans* 的近视照片（上图）。同一朵花在紫外线中摄制的照片（下图）。

作者摄



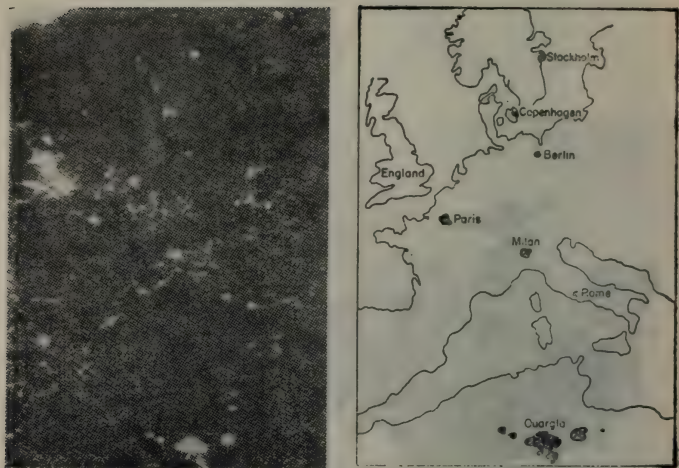
图版16 香蕉的深色部分曾在波长257毫微米的紫外线下照过两分钟，中段也用紫外线照过两分钟，但接着又用白光照几个小时，至于右边一段则什么也没有照。此片于紫外线照后三天拍摄。作者摄



图版17 一株大豆在白昼的位置（上图）和在夜里的位置（下图）



图版18 属于伽蓝菜属的一个种 *Kalanchoe blossfeldiana*, 它是一种短日照植物。在左图中的植株是在长日照（每天16小时的光照）下栽培的，在右图中的是在短日照（每天光照8小时）下栽培的。只有右图的植株正在开花。它们是伦敦大学植物生理系琼森 (I. Jönsson) 栽培的植物



图版19 从美国USAF-DAPP型人造卫星于1973年1月6日晚上拍摄的欧洲和非洲北部一部分的夜景。大家可以清楚地看到斯德哥尔摩、巴黎、罗马和其它城市的电灯光。英国的人造光泛滥。在北非的光发自阿尔及利亚的利比亚油田剩余天然气的燃烧。试问像这样白白地把能量送入太空还能经得起多久？对这类污染所引起的生态效应我们能置若罔闻吗？照片引自Forskning och Framsteg杂志（瑞典）。

Stockholm（斯德哥尔摩） Copenhagen（哥本哈根）
 Berlin（柏林） Paris（巴黎） Milan（米兰） Rome（罗马）
 Ouargla（瓦格拉） England（英国）

5 空间定向

简单的测向

在动、植物中，借光线之助以定运动方向，是个普通的现象。

先从微生物讲起：对依靠光而生活的物种来说，光线对运动的效应最为显著，例如有光合作用的细菌（见第二章）就是如此。这里只讲两种微生物：紫色细菌和绿色鞭毛藻（鞭毛藻或鞭毛虫是介乎动物与植物之间的生物。那些含叶绿素而呈绿色者，通常归类入植物）。

紫色细菌是所有生物中最原始的生物之一。它们的运动模式也很简单。有两种很不相同的类型是着色菌属 (*Chromatium*) 和红螺菌属 (*Rhodospirillum*) (图45)。它们借鞭毛之助游来游去。如有狭细的光束照射在含这类紫色细菌的悬浮液的某部分，细菌就聚集在这个照明区之中。这使人以为它们能见到光线，朝着游去。事实上反应的模式要简单得多。

着色菌属通常朝所有的方向随机地游泳。可是它们有这样的构造，即如果亮度突然减弱，会使其鞭毛停止摆动一会儿。不过，虽然细菌并没有起劲地运动，但也不是完全不

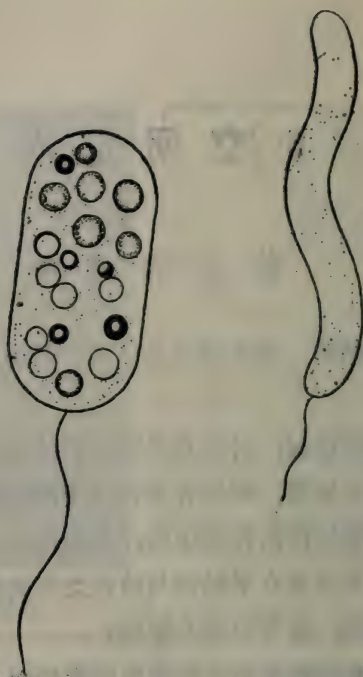


图45 两种有光合作用的紫色细菌。左图：奥氏着色菌(*Chromatium okeni*) 含有由光合作用所产生的硫磺颗粒。右图：深红红螺菌(*Rhodospirillum rubrum*)。两种细菌都有鞭毛，使它们能游来游去。伦德大学斯塔尔(S. Stahl) 绘

动。就象其它微小颗粒一样，也显著地受到水分子运动的影响。这些水分子由于热运动之故不断地碰撞细菌，使它们作不规则的运动（即布朗运动）。当过了一秒钟左右鞭毛又恢复摆动时，这个细菌就朝与原发亮度突然减弱时所取的方向不相同的方向游动了。

这个机制非常简单。但不管怎样，它使得在亮光区域中

聚集着这种细菌。只要细菌在环境的照明部分中游泳，就沿着相当直的路线前进。但当它达到照明区的边缘处时就会变更方向。这使它有相当好的机会返回到亮区之中。它如从暗处游进亮区中，却不会变更方向。

红螺菌属的反应模式多少有点改进。光强的减弱使这种细菌变更鞭毛的运动方向，因此它可以迅速地倒转方向游回去。

趋光运动是从一处到另一处其方向由光决定的运动。当运动的方向取决于光强的变化而不是光线的方向时（如同上述紫色细菌的实例），则反应的模式称作趋避光性。以上所描述的趋避光性是正的，因为其净效果是细菌从暗处到亮处和从弱光处到强光处运动。

紫色细菌的趋避光性的作用光谱跟它们的光合作用的作用光谱相似。事实上着色菌属鞭毛的瞬变停摆，是由于光合作用的产物ATP（第二章）在光强变弱时减少所致。

在绿色鞭毛藻中也发生趋避光性的现象，但除此而外它们还有趋光源性，即它们能感到光线来自何方。

图46示出一束稳定光，它们通过透镜聚焦于C点，到了C点的右边后又发散开去。一个有正趋避光性的生物若位于A处，它根本不起反应，因为在该处的光线是平行的且其光强也均匀。可是一个有正趋光源性的生物当它位于A处时却会逆着光线方向而上，也就是朝图的左方运动（一个有负趋光源性的生物则朝右方运动）。它如位于B处或D处，仍朝同样的方向运动，即在B处朝弱光方向运动，在D处朝强光方向

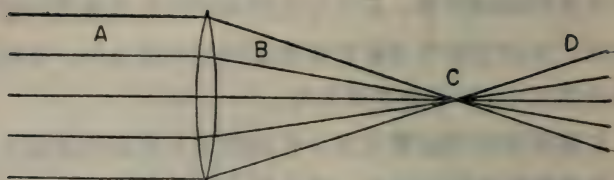


图46 一束光线，用来解释趋避光性和趋光源性之间的不同，
详见正文

运动。因此，如果反应的模式属趋光源性的话，在光强上的变化就不足以影响其运动的方向。

各种鞭毛藻有的有趋避光性的反应，有的有趋光源性的反应，或正或负，视情况而定。最后，光还有一种光动力学作用，也就是光控制着运动的速度。因此鞭毛藻的光反应很是复杂，引起了科学界不少的争论。

为了看看怎样会陷入错误的结论，请看下面的一个实验：把绿色鞭毛藻的悬浮液放在黑暗之中，在介质中没有放任何营养物。过了一段时间之后，由于细胞耗尽了能量，使它们的运动完全停了下来。如对悬浮液的一小部分予以照明，经过一段时间再观察悬浮液时，就可能发现在亮区中的细胞要比在暗区中的稀少些。有人就会据此作出一个不成熟的结论，认为这种生物具有负的趋光性。但事实上这一效果同样可能由于正的光激运动：即在这种生物中只在接收到光线时才能恢复鞭毛的运动。这种细胞于是朝各个方向游开去直至到达暗区时又停了下来。这样一来，在介质的照亮部分

中的细胞就逐渐稀少了。

在鞭毛藻中的趋光性不象在紫色细菌中那样直接跟光合作用相偶联（光合作用当然提供运动的能量，但并不决定运动的方向）。这可由图47说明之。此图示出一种学名扁藻 *Platymonas* 的鞭毛藻（这种生物可使之起正的或负的趋光源反应，是正是负取决于介质的成分）的趋光源性的作用光谱。这条曲线表示只有波长较短（短于570毫微米）的辐射是有刺激性的，这跟光合作用的情况相反（第55页）。根据图47的曲线不妨下结论说有活性的吸收光能的物质是一种结合了蛋白质的类胡萝卜素（参考第35页）。在这层关系上也许值得提一下：较高等动物的视色素具有相似的组成：一个

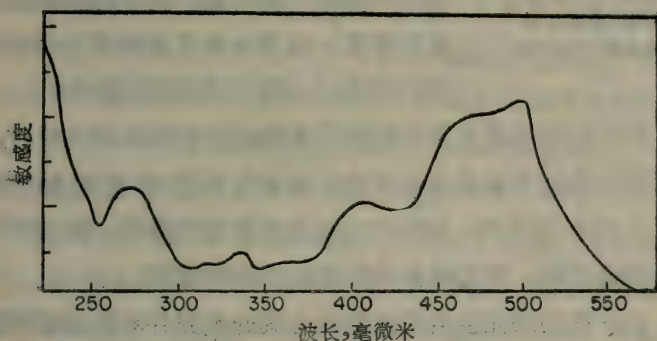


图47 在扁藻 *Platymonas* 中趋光性的作用光谱。这条曲线相当于一种胡萝卜素蛋白质的吸收光谱。横坐标：波长，纵坐标：每光子的相对活度。根据哈利达尔 (P. Halldal), *Physiol. Plant.* 14, 133, 1961



图48 一种鞭毛藻：裸藻又称眼虫藻(*Euglena*)

视紫红质分子不妨看成为是一个与蛋白质相结合的半个类胡萝卜素分子。令人感兴趣的是视杆细胞和视锥细胞也被设想为原先是从配备有鞭毛的细胞进化出来的。

为光合作用所需的光是由在鞭毛藻中的叶绿体所吸收的，与此不同的是其趋光敏感性却集中在鞭毛基部附近的一块无色小面积上。由于见不到颜色，所以该处的光敏色素的浓度必定不高。鞭毛藻另外还有一块面积却有注目的黄色或橙色，称为眼点（图48）。眼点的颜色是由于类胡萝卜素所致，其中的主要成分是虾青素，这是一种在动物界中也有出现的物质（出现在某些视细胞中）。

眼点的作用是当细胞相对于光线的方向取某种方位时，它把那浅色的光敏感区域遮暗。这就有可能使鞭毛藻“知道”光线来自何方，从而相应地变更鞭毛的摆动。眼点的阴影是如此之黑，使它不影响趋光性的作用光谱。

也许在趋避光性与趋光源性之间的差异并不象这里所讲的那样绝对。即使一个所谓趋光源性的生物也由一种类型的趋避光性所管制，虽然其刺激（入射于敏感区域的光强变化）是由生物体本身在转身时引起的。鞭毛的反应模式取决于鞭毛（或一些鞭毛）、眼点和光敏区域的相对位置，并且

随物种的不同而异。

多细胞的植物通常不能来去自如，但它们所表现出的弯曲和扭转的现象往往都受到光照的控制。要是光的作用只不过触发这种运动，就称为感光性；但要是光的方向决定运动的方向，则称为向光性。下面主要讲弯曲运动，正的向光性，也就是朝光源弯曲的几个重要实例。

正的向光性发生在有光合作用的植物中。对它们来说，强烈的光照为生存所必需。在自然条件下，植物往往缺乏光照，而在茂密的植物社群中，在各植株个体之间都要为生存而进行一番竞争，也就是竞相争取光照而把其它的植株置于自己的阴影之下。

正向光性即使在霉菌和真菌中也很普遍。这几类植物依靠其它生物所产生的有机物质而生活，本身并不进行什么光合作用。这对陆生物种带孢子的器官来说尤其如此，可是在水生物种中就无此现象。有时带孢子的器官能够向光源射出孢子，其中一个实例就是由水玉霉 *Pilobolus* 所提供的。这种霉菌在粪上生长茂盛，在粪表面上长出一根几毫米长的柄，其顶部长成一个圆泡，圆泡的顶上形成一个小囊，里面装着孢子。圆泡因其中所含的液汁的压力而膨胀。胀到极限就在与孢子囊相联之处迸裂，这样就把孢子囊发射出去。发射的初速可达每秒十四米，能射到一米以外。

由于孢子囊的方向在发射之前对着光，因此这个有粘性的囊很可能着陆在周围的植物上而不是留在粪上或是落在裸地上。这样，通过吃草动物，这些孢子终于又可到达新鲜的

粪堆上。

在水玉霉的孢子载体中的光敏性，只限于刚好在圆泡下面的茎的生长区中。由于其两侧的生长速率上的不同，导致了弯曲的发生。并没有什么可见的感觉器官。在光敏区域附近有可见数量的胡萝卜素。据信其光敏色素是一种与蛋白质相结合的胡萝卜素，就象在鞭毛藻中的那样。已经对其近缘种须霉 (*Phycomyces*) 测定出向光性的作用光谱，说明实情确实如此(图49,在所有各种霉菌和真菌中对红光都无向光性)可是，这个作用光谱也与一种跟维生素B₂相关的黄素的化合物的吸收光谱密切地相似。由于在真菌中(如同在其它动植物中那样)都有与蛋白质相结合的黄素(所谓黄素-蛋白

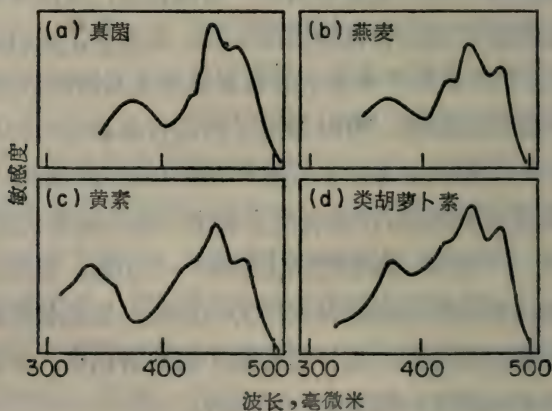


图49 在须霉 (*Phycomyces*) 孢子囊 (a) 中和燕麦苗 (b) 中向光性的作用光谱与一种黄素 (溶于苯中的三甲基光黄素) (c) 和一种类胡萝卜素(溶于稀乙醇中的叶黄素) (d) 的吸收光谱之间的比较

质，其中有的有呼吸酶的作用），向光刺激非常可能就是由它们传递的。总共有许多种类的黄素-蛋白质和胡萝卜素-蛋白质，它们全都有略微不同的吸收光谱。所以，在目前还难以确定究竟哪种化合物对这用实验确定的向光性的作用光谱起主要作用（图49）。

在种子植物中，在向光性方面，以牧草幼苗研究得最多。在这类幼苗的叶子和芽端都包着一种叫做胚芽鞘的器官，它的形状象个顶部封闭的中空圆筒。当植株长大时，这个胚芽鞘终于开裂而死亡。在黑暗中发芽的幼苗的胚芽鞘特别

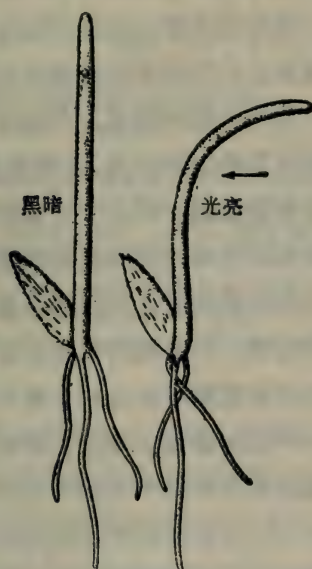


图50 在黑暗中生长的燕麦苗（左图），经过来自右侧的光照之后的生长情况（右图）引自莫尔（H.Mohr）：

“Lehrbuch Pflanzenphysiologie,” 1969

适宜于作向光性实验之用(图50)。一根胚芽鞘的向光性的作用光谱与须霉(*Phycomyces*)的对应光谱非常相似。在该例中因此也同样地难以辨明光敏色素究竟是哪一种,是胡萝卜素-蛋白质呢,还是黄素-蛋白质,因为在胚芽鞘中两种都有。

在一个胚芽鞘中靠近顶端处的光敏带并不与在它下面的弯曲带相符合,这不同于水玉霉的情况。这样,在距离反应带好几个毫米处有个接收带。在这两带之间必定对刺激有某种方式的传递法。已经证明在本例中有生长激素(植物生长素,吲哚醋酸)从顶端向下流向生长带,刺激就是通过这种激素流而传递的。植物生长素的流股分配方式为:在远离光照的一侧其浓度最高,从而使该侧以最大的速率而生长。当光照非常强烈时,这个分配的效果,可能因为在受到光照的一侧的激素受到光化学的破坏作用,而更为加强。

除了光敏色素是哪一种这个未解之谜外,还有许多有关胚芽鞘向光性的其它方面的问题有待查明。其中的一个特殊问题就是光照与弯曲角度之间的关系是非常复杂的(图51)。

有人也许会想:胚芽鞘的弯曲主要(撇开光照的方向不论)取决于由光敏色素所吸收的光量子数目,也就是取决于光子剂量。一个小剂量理应得出小弯曲,大剂量得大弯曲。所得的弯曲角度似应取决于光强与光照时间的乘积,这两个因素没有一个可以单独用来决定弯曲的程度。

实验的结果是:只要剂量不大,所得结果就跟以上所说的规则近似地相符(图51)。但超过某一剂量时,弯曲角度就开始减小,那个胚芽鞘甚至变为具有负的向光性,也就是

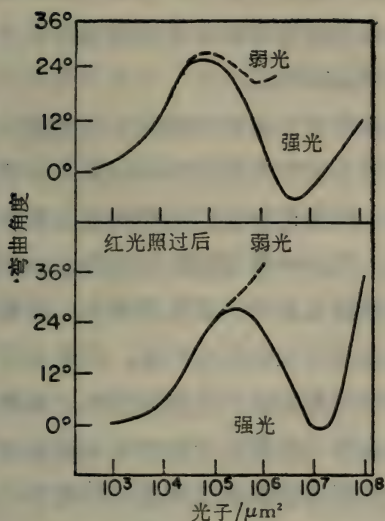


图51 在用蓝光(436毫微米)照射过几次后燕麦苗的弯曲。下图是先期用红光照过,上图没有用红光照过。纵坐标代表朝蓝光弯曲(向上)或离蓝光弯曲(向下)。横坐标代表每平方微米的植株表面所接受的光子数。实线表明当照射光有高强度时的弯曲情况,虚线表明在光照强度低一百倍,但时间长一百倍的条件下的弯曲情况。根据齐默尔曼(B.K.Zimmerman)和布里格斯(W.R.Briggs),*Pl, Physiol*, 38, 253,

1963

离开蓝光而弯曲。如更加提高光子剂量,则朝蓝光弯曲的角度再度增大。这种在较高剂量下所得出的很不相同的结果取决于光强与光照时间之间的特殊组合而不是简单的乘积关系。作为植物怎样奇特反应的最后一个例子,就是红光的效应,也示出在图51中。单单红光并不引起胚芽鞘发生什么弯曲,即使红光很强而且光照时间很长也无效。可是它的确

对随后的蓝光光照的反应有影响。而且它还降低了对低剂量蓝光的敏感性。红光的作用是由光敏色素作媒介的，对它在后面还要提到（第179页）。

另一种发生在许多种植物中的向光性类型，就是把叶面转向到垂直于入射日光的主要方向的位置上。这在观赏植物中经常可以看到，因为照射它们的往往是从窗户单方向射来的光。有的植物，例如一种锦葵 (*Malva neglecta*)，它的叶子甚至终日跟着日光转。在此实例中，向光性就不象通常那样是由于光照对生长的效应所致，而是由于光照影响靠近叶子基部的细胞的周期性压力变化所致。植物通过这样的叶子转动，对光合作用所需的光能的集取就会有所增进。

向光性还发生在没有眼睛的固着的动物中，例如发生在海葵类和苔藓虫类等腔肠动物中。动物中的向光性与植物中的很不相同。其弯曲是由于在光照一侧的肌肉收缩所致，但光敏色素究竟是哪种还不清楚。即使对切下的青蛙肌肉和人类皮肤中围绕血管的肌肉，光照也可能引起收缩。在这些实例中光照对肌肉细胞，可能对肌肉中的肌红蛋白起着直接的作用。在腔肠动物中的向光性可能也是由于光照对肌肉细胞的直接作用所引起的。

在苔藓虫中的正向光性所具有的作用光谱与人类的黄昏视觉的作用光谱相似。因此有可能认为这类动物的光敏性是由视紫红质一类的色素作媒介的。

感光运动，也就是光照引起的在方向上与不依赖光照方向的运动。严格地说，这不属于本章的讨论范围。但也很自

然地使人感到把这种现象的少许方面在这里提一下也颇相宜。至于其它方面，放在本书的其它部分再谈。

有许多花卉晨开夜合（有的与此相反）。在有些实例中，这种运动在本质上是感光性的，但也有由温度变化所触发的。有的植物从自然环境移到恒定的实验室条件（恒光，恒温、等等）下，仍能继续它们的花瓣运动达数天之久。这证明了这些植物拥有某种类型的生物钟，在自然条件下这种生物钟已被昼夜的节律所“拨准”并且与之同步（参阅第173页）。

还有许多动物，有的即使没有眼睛，对恒定的光照或者对光强的迅速增强都没有什么反应，可是对光强的迅速减弱却有非常迅速而强烈的反应。这种现象一般可以解释为一种对危险即将来临（如捕食动物的影子）的防御性反应。固着的动物通过收缩作出反应。当把一种冠海胆（*Diadema*）放在黑暗中时，它就开始前后摇摆它的刺。这一运动也可以通过光强的增加而诱发，可是需有上千倍大的变化才行。冠海胆没有眼睛，其光敏性弥散地位于神经网络的一个特殊部分中。蓝光最为有效，可是还不知道究竟是哪一种色素使这种动物有可能辨别明暗。即使在许多有眼睛的动物中，例如甲壳动物，普通的神经细胞也可能有相当的光敏性，对它们进行光照就可能触发神经冲动和肌肉的活动。

天体罗盘定向与导航

在以上几节里讨论了几种不同类型的光致定向运动（趋光性和向光性）。有些备有发达的视觉器官的动物（特别是昆虫、鱼类和鸟类）表现出有一种被认为是高度进化的趋光性的形式。它们利用太阳（有的甚至利用其它天体）来追踪罗盘的方位。

蚂蚁有一种相当原始的定向方法。当一只蚂蚁离开它的巢穴时，它显然记下了光的方向。例如它离巢时光线如来自左方，那么它回巢时所取的方向是光线来自右方。

如把一只菜园黑蚁在巢的外面捉住后，放在一只匣子里关几个钟头再放它出来，它就会迷失方向。从它的这种行为可以明白它并没有核计时间的能力，也没有核计太阳在天空中变更位置的能力（按照有的科学家的说法，这只对那些一直在屋子里饲养而从来没有在太阳下活动过的蚂蚁是正确的）。菜园蚁的定向能力似乎只适宜于作短距离的远足。赤蚁，红褐林蚁（*Formica rufa*）则不然，它有追踪时间并进行必要的校正的能力，只要这项实验并不是在早春季节它还没有能够在外边实习过就行。太阳罗盘的定向原理解释在图52中。有人如果想在上午九时向正南去，那么他的走向必须是使太阳的方向在他的左前方斜射于走向；他如希望在下午三时向南去，那么太阳必须在他的右前方。这只在北半球这样走是对的。

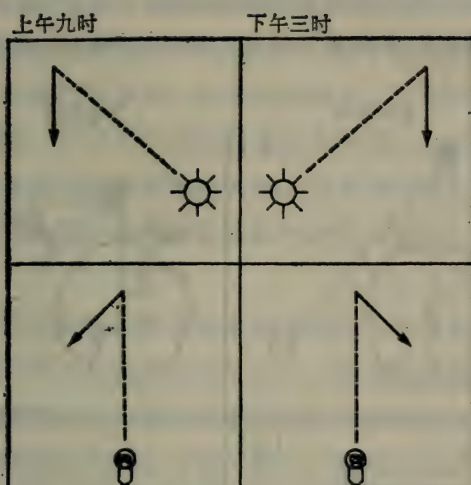


图52 太阳罗盘的原理。有人如想在上午九时往正南走，太阳须在他的左前方（左图）；他如想在下午三时往正南走，太阳须在他的右前方（右图）。所以要想利用太阳定向，必须追踪好时间

蜜蜂拥有比蚂蚁（两种昆虫属同一个膜翅目）更为进化得多的太阳罗盘，而且在追踪一天的时间方面的能力也强得多。它们还进一步有办法把经验信息传送给同窝蜜蜂（图53）。下面说一下德国科学家弗里希（K. von Frisch）所得到的证明这种情况的实验结果。一天下午，在大约四到八点钟之间，他把一个蜂窝里的蜜蜂放出去觅食。他在西北方向180米处设了个糖水饲料供应点，听凭蜜蜂采用。到了夜里他把蜂窝搬到23公里外的另一个地方（以肯定蜜蜂不能靠

它们所熟悉的树木或房屋导航)。饲料点则安排在四个不同的地方。第二天早晨当把蜜蜂放出去时，它们依照上一天下午已经采过糖水方向直飞过去，即使这两时刻的太阳外在罗

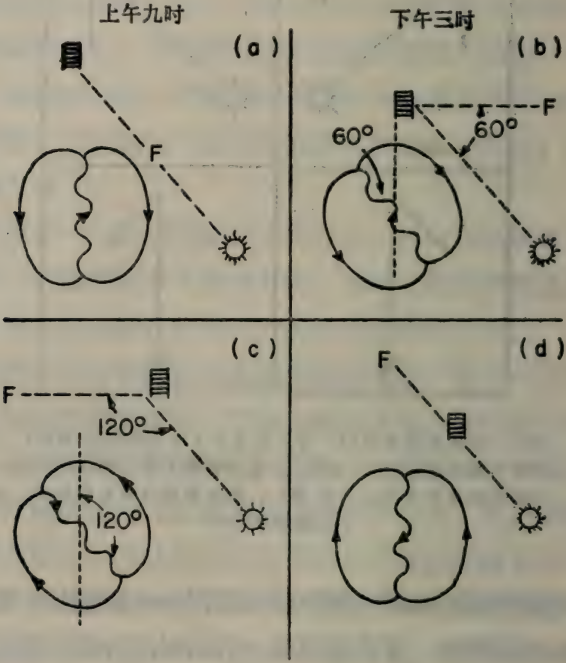


图53 蜜蜂用奇特的舞蹈就能够把它所找到蜜源的方向通知它的同伴们。舞蹈呈“8”字形。当它们在这个8字的中央一段直线上移动时，用一种特殊动作表明了蜜源的方向：它把原来的参考方向（到太阳的方向）“翻译”成为一个新的参考方向，即垂直（向上）的方向。这张示意图示出在四次实验中在蜂窝、蜜源（F）和太阳间，都有不同的空间位置关系的情况下所出现的舞蹈图。蜜蜂还能在舞蹈中表达蜜源距蜂窝的距离。办法是以一种特殊的频率摇摆其下腹部。实验是由弗里希作的。此图引自洛克利（R.M.Lockley）：“Animal navigation”，1967

盘的方位上。

蜜蜂必定已经学会通过感知太阳每天行经天空的运行情况来定方向。如把它们移到南半球，它们就会适应于那里太阳似乎相反运行的感觉。在靠近赤道处，太阳的运行看来有半年在南面、有半年在北面每天自东向西。生活在赤道附近的蜜蜂仍然能够适应当地的情况。可是科学家们对于后天的学习与先天的遗传本能比较起来哪个重要，还有不同的看法。

蜜蜂并不需要直接看着太阳才能利用它来定向。它们只消看见蓝天的一小部分就已足够了。这是因为来自天空的光线都是偏振光，而其偏振的情况取决于太阳的位置。下面要讲到的鼓甲和沙居蟹也有这种能力。要是天空完全被云层盖没，那么太阳罗盘就会失效。

如把穴居在湖岸或河岸上的狼蜘蛛放在近岸的水面上，它就设法奔回岸上。但如把它放在对岸附近的水面上，它仍按照过去相同的地理方向出发而不是循距岸边最近的途径奔去。这证明它并不依靠看见岸边在哪里来决定奔逸的去向，而是追踪罗盘的方向，以为岸边总是在这个方向之中。狼蜘蛛和蜜蜂一样，也是靠比较太阳的方向和它的生物钟决定方向的。

有许多生活在湖岸处的其它动物也以类似的方法作出反应。譬如说岸线东西向，陆地北，水在南。如把它们放在水面上，就会向北奔逸，如把它们放在干燥的陆地上，则向南奔去。如把它们放在置有一只作为唯一光源的灯的实验室

中，它们所奔的方向与灯的方向所夹的角度刚好就是它们原先想要到达正确目的地的方向——如果灯就是太阳而岸线就在附近的话。这意味着它们在不同的时刻在实验室中照不同的方向奔走，这是因为它们误把这只灯认作运行着的太阳，但事实上灯与地球的相对位置是固定的。

这种依靠太阳寻找方向的方法往往是非常确切的。我们要是体会到太阳的罗盘方向（方位角）在一天的时间里，并不依均匀的速度而变化，而且在一年之中还有变化的话，就会更加感到这种本领真是了不起！这是因为地球的轴并不与地球太阳的连线相垂直，而且其间所夹的角度在一年之中不断地变化之故（“地球是倾斜的”）。在欧亚回归线以北的地方，到中午时太阳总是在正南方，到了半夜总是在正北方（虽然看不到它）。在两者正中间的时刻，即上午六点整和下午六点整，太阳只在稀罕的节气时（春分点和秋分点）才出现在正东和正西方。许多用“太阳罗盘”定向的动物都必须为这种偏差进行校正。

豉甲是一种在水面上生活的昆虫，对它所作的实验颇能引人入胜。这种昆虫在水面上活动猎取小动物。如把它放在干的陆地上，它总是朝南奔去，不管最近处的水在哪里。这一反应的目的是什么还没有弄清楚。但是很明显，它利用太阳确定朝南的方向。

如果在实验室里用一只固定的灯来代替太阳对它做实验的话，那么它就会在一天之中不断改变它奔逸的方向。早晨，它朝灯的右边奔去；中午，它朝灯的方向走；下午，它

朝灯的左边跑。结果很明显，这只昆虫错认了此灯也象太阳一样地在一天之中在天空中运行。试问它在夜里认为太阳在哪里呢？这可以在夜里把它放在灯前的干陆地上看它朝哪里跑就可知道。实验结果发现这种鼓甲奔逸的方向，就好象它相信太阳从日落点循逆时针方向返回到日出点似的，也就是好象太阳在夜里循原路逆走白天的行程，至半夜到达地平线下的正南方似的。在白天里逐渐转向左方的奔逸方向，到了日落之后，就越来越转向右方。日出之后，又变为转向左方。

冬天北半球日出的时刻比夏天的晚，而日落比夏天早（见图71）。冬天的日出点和日落点在夏天的之南，这对鼓甲来说，在它的行为中也有所反应。在以固定的灯代替太阳对它的行为进行实验中，先让这种昆虫在自然的光照条件下耽搁一段时间，然后放在实验室的环境里。结果如下：在一月份，它们从上午九时朝灯的右侧 20° 的奔逸方向，逐渐变动到下午四时朝灯的左侧 35° （图54）。到五月份，其极端已变到在上午八时的右侧 60° 和下午六时的左侧 100° 。据此，这种昆虫不但能够追踪一天里的钟点，而且还能使之适应于季节的变化。它与许多其它生物相仿（第170页），是通过量测黑夜时间的长度而做到这一点的。证明这种行为的实验如下：把鼓甲放在水族池里饲养，每天用电灯照明17小时，在黑暗中7小时。然后把它们放在自然环境中观测其奔逸方向。结果发现，即使在二月里它们所起的反应，就好象在夏天所起的反应一样（图54中的点线所示者——译者）。

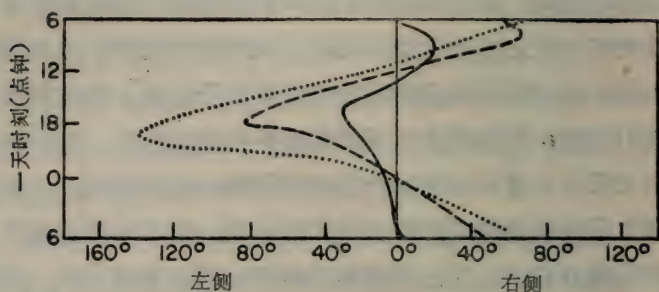


图54 象鼓甲在一年中不同月份里一天的不同时刻上奔逸方向的变迁。用一只固定的灯让这种昆虫自己定向奔逸。横坐标代表相对于灯的方向的奔逸方向。纵坐标代表一天的时刻。实验是在把它们在一月（实线）和五月（虚线）里自然光的条件下饲养过一段时期进行的。点线则表示把它们在相当于仲夏的人造光下（每天17小时光照）饲养了一个月后在二月的自然环境中所观测得的奔逸方向。根据比鲁科（G. Birukow）和布希（E. Busch）：Z. Tierpsychol, 14, 184, 1957

已经对许多种动物作过类似的实验。有的，象沙居蟹（一种小型甲壳动物），在夜里的实验中，象象鼓甲一样，它们也好像相信太阳在夜里沿南边的路线回到日出点似的。但是其它象蜜蜂、鱼类和欧椋鸟等动物，却象我们那样，好象知道太阳在夜里经历北方的地平线下的路线回到日出点似的。

候鸟的本领历来使生物学界以外的人士都惊讶不已。在瑞典的诗篇中有不少著名的美妙佳作称赞它们。一位芬兰-瑞典的作家朗内伯格（J. L. Runeberg）在1830年中写下了这样的诗句：

无人指示去何方，

飞越青天道路长。

翱翔从不迷来径，

只有神仙晓其详。

科学家们作了大量的研究，可是上面这首诗中的最后一句仍然不虚，虽然现在已经知道太阳对许多种候鸟都有重要的帮助。有的科学家把这种现象归因于它们有导航能力，也就是当它们飞向目的地时能够确定出本身在地球表面上的位置并将其核计在内。可是这方面的理论还有不少的争议。

不但是鸟类，还有在海洋中的好多种动物都能够作长距离的迁移以到达它们特定的繁殖场所。众所周知的例子是大麻哈鱼（鲑）和鳗鲡。其它大家知道得较少的例子还有海龟、海豹、灰鲸等。灰鲸一年中部分时间生活在北太平洋和鄂霍次克海中，但到春天就向南游到美国加利福尼亚州和朝鲜半岛附近生产幼鲸。这些种动物都是怎样导航的？多数尚属未知。在鱼类中有些实例由太阳罗盘定向导航，已无疑问。请看以下的实验经过情况。

把实验用的鱼放在露天的饲养池里（图55）。它可以躲藏在十六个作圆周形环绕排列的小室的某一室中。先把鱼关在如图55所示的中央。在释放它的同时用一次电刺激吓它一下，使它逃到小室中躲藏起来。开始时把所有通往小室的门都关好，除了通往正北方小室的门是开着的。门的开关装置得使这条鱼从起点游过去时看不见究竟哪一个门是开着的。经过反复多次作这样的“捉迷藏”练习，把它训练得总朝正北方向躲藏。接着再做正式的实验。在此实验阶段中，这条

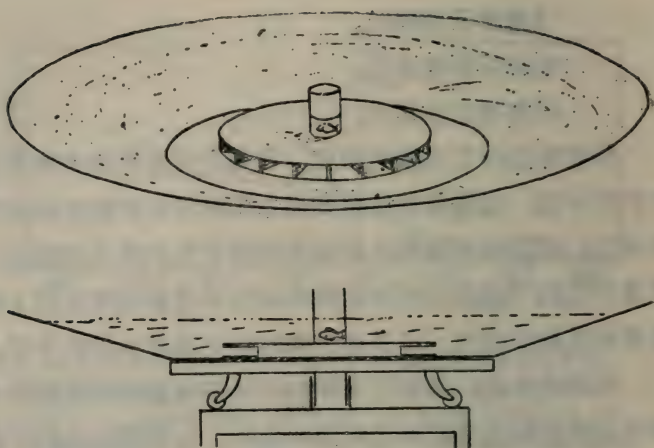


图55 为鱼作定向导航实验用的设备装置。引自哈 斯勒 (A.P.Hasler)、霍拉尔 (R.A.Horral)、威斯比 (W.J.Wisby) 和布雷梅尔 (W.Braemer): *Limnol.Oceanogr.* 3, 353, 1958

鱼必定表示出它学习到了些什么。这时把门都去掉，这样使它随便躲进哪个小室都行。把它趋避到不同的小室中去的次数记录下来，在图56中，每趋一次就在该室处记上一个点子表示出来。图56a和b表明不论何时它总是宁取朝北的方向。这说明它已把太阳的方向（在图中以小太阳符号作标记）变化核计了进去。当天阴时，这条鱼就迷失方向（图56c）。如用一只固定的灯代替自然的太阳，则趋游的方向就会随时刻而变（图56d）。

据认为大麻哈鱼就是利用在自然条件下的太阳罗盘进行回游的。成年的鱼返回到孵出它的河或湖的原地方去生殖后代。只有很小一部分大麻哈鱼选取“错误”的水。这种鱼除

了靠太阳光外，还靠嗅觉的帮助。每条河流都有其独特的组成。

大家也许一定会认为在两极地区太阳罗盘该失效了吧。那里太阳老是在地平线上面象钟表一样地旋转，试问动物怎能据此追踪一天的时刻呢？就这一点说来，住在南极圈里的小型阿德利企鹅的本领真不算小！如把它从巢居的地方捉放到一个陌生的地方，甚至放

在四周白茫茫一片的罗斯高地上，只消天气晴朗，太阳在天空照射，它也会毫不迟疑地连爬带滑沿一直线向前直奔。要是太阳被云遮住一阵，这头企鹅就要暂时迷失方向，随机徜徉。但只要太阳一露面，它又朝原来的方向继续前奔。在不同的地点释放的企鹅全都选取一条平行于朝北（更确切地说东北北，即正北偏东方向）的方向奔回到它的巢居场所。大家只消看一下南极洲的地图就不难了解，由于子午线都向南

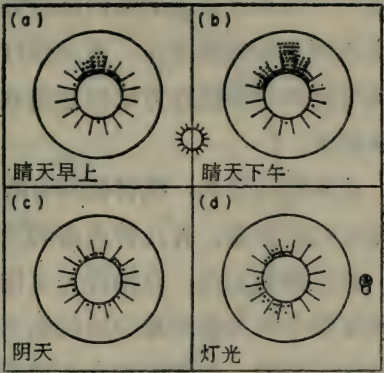


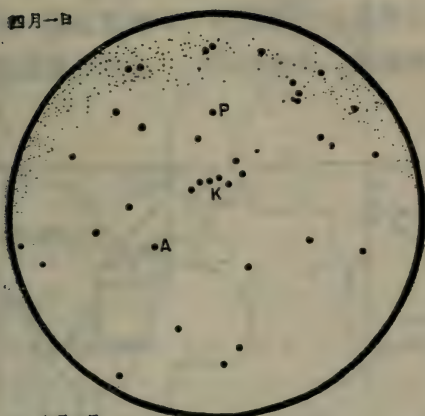
图56 对一条已经训练好趋正北方向（图中向上的方向）的小室中躲藏的鱼所作的定向实验。每个点子代表这条鱼在某一次测试中趋游进该小室一次。测试实验是在一个晴天的（a）早晨和（b）下午（表明了太阳的方向）以及在一个阴天（c）里进行的。晴天它趋向北方，阴天就迷失方向，随机乱趋。（d）图是在固定灯光下做的实验。由于这条鱼错把固定的灯光认为是运行的太阳，因此在上午所趋的方向不同于下午所趋的方向。引自与图55相同的文献

极汇聚之故，不同地点的平行方向并不总是向正北的。企鹅的这种行为据信是当它在内陆时要奔到海里去的一种方法，在南极洲北部都是海洋。当企鹅已抵达海中时，显然还得使用其它定向或导航的方法使它能够回巢，甚至从南极洲的另一头回来。

在本章的开头，我曾提到有的动物依靠太阳以外的天体作为它们的罗盘。有几种在夜间迁飞的候鸟就是用星宿导航的。情况确实如此，已由在天文馆中作的实验得到了证明。在天文馆中有人造的星空放映到穹顶上。各个星座还可以人工地使之旋转，被实验的鸟也随着变更航向，不理睬真正罗盘所指的方向是什么。它们当然不可能在天文馆中迁飞，但它们所意图飞去的方向，无论如何是相当明白无疑的。

已经对欧洲的莺和美洲的燕的本领作过实验，其结果略有差异。在不同的季节中天然的星空有不同的外观（图57），欧洲的莺对显示给它们的人造星空有很特殊的要求。当它们准备作春季迁飞时，它们需看到春季的星空，而当它们准备作秋季的迁飞时，就必须是个秋季的星空。不然的话，它们就会迷失方向。按照进行这项实验的科学家们的看法，这种鸟还能够辨别不同的经度和纬度的差别，也就是它们能导航。在不同纬度处的星空中北极星的高度有所不同。在北极，北极星位于天顶处；在赤道，它位于正北方的地平线上。在北部星空之下（大约北纬 35° ）准备作秋季迁飞的欧洲的莺选取朝西南的迁飞方向。但在南部星空之下（不到北纬 20° ）它们选取正南的迁飞方向。根据这几位科学家的说

四月一日



十月一日

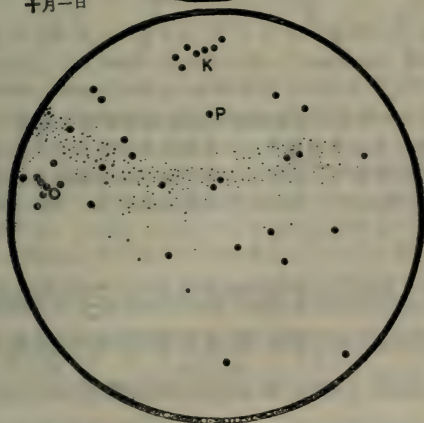


图57 4月1日和10月1日在欧洲中部（或我国黑龙江——译者）半夜时的星空外观。图中只画出了最明亮的星和银河。向上是正北方向。

P是北极星，K是大熊星座，A是大角星，O是猎户星座

法，这相当于在从德国到中非的自然迁飞途中方向的变更（图58）。当把星空设置在另一个经度上时（如变更昼夜的时间但不变更经度，效果相同），这种鸟就以变更方向来作



图58 在正文中所描述的欧洲的鸢的正规秋季迁飞途径（小箭头）。在非洲的越冬区域用阴影表示。长箭头表示在大西洋释放的秋季迁飞者怎样朝东南方向飞，而在西伯利亚释放的却朝着西方迁飞。根据索尔（F. Sauer），Zschr. Tierpsychol. 14. 29. 1957

出反应。因此，如果由于沿着地球有真正的向东或向西的位移而使经度有所变动的话，那么不管把它们捉到中亚细亚去放或者捉到大西洋上空去放，它们仍旧能够成功地飞达非洲。上面也讲过，对鸟类的天体航导的理论虽然有过不少的争论，但看来某些种候鸟的确能够利用星座来确定它想要迁飞的方向。

最后还要提一下，至少有一种沙居蟹（见上文）能够自己定向，不但在白天靠太阳的帮忙，而且在夜里靠月球的帮

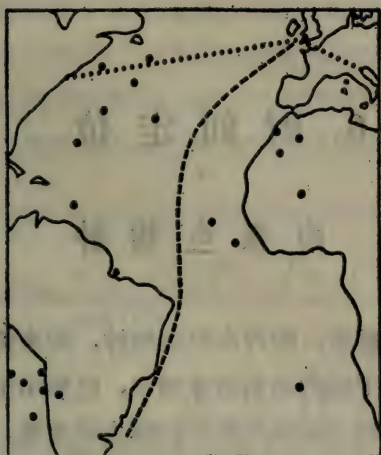


图59 曼克斯的海鸥的正规秋季迁飞路线（粗线），它们夏季在英国威尔士海岸外的斯科霍尔姆（Skokholm）岛上营巢，而在南半球的夏季里迁飞到南美洲海岸觅食。它的近缘种大海鸥却在南大西洋的特里斯坦达库尼亚群岛上营巢，在南半球的冬季里迁飞到北方去。这两种鸟在迁飞时都昼夜不停地飞，似乎既能利用星空又能利用太阳导航。这张地图上还添上四月一日午夜天顶附近的恒星位置。有两只海鸥在营巢季节里，从威尔士的斯科霍尔姆岛捉到美国马萨诸塞州的波士顿放掉，其中有一只在经过十二天半之后回到了斯科霍尔姆岛，另一只则没有回去。还有一只被捉到意大利的威尼斯放掉，它立刻从海岸起飞，越过阿尔卑斯山直飞回它的家乡。这些实验结果都对证实鸟类能够导航的假说有利。根据洛克利（R. M. Lockley）：“Animal navigation”，1967

忙。这种小动物显然备有两副内在的生物钟。其中一副的周期为24小时，就象太阳一样；另一副的周期为25小时，这是月球绕地球一周的视运行所需的时间。

6 时 间 定 位

内 在 生 物 钟

对于时间的感觉，即内在的生物钟，向来都议论纷纷。在依靠太阳罗盘定向的动物的本领中，已显示出有生物钟的存在。但生物钟对达到另外两个目的也很重要。一个是使生物得以周期性地依一天的时刻而行动；另一个是使它们能够按一年的季节而行动。有许多动、植物都依靠测度白昼（或夜间）的长短来追踪季节。因为除了在赤道附近的地方外，昼夜的长短都随季节而变。以下我们就要讲到还有其它的方式使生物钟本身的存在成为显而易见。

虽然生物钟究竟是怎样工作的尚未分晓，可是它必定取决于生物体内部的物理和化学过程。这类过程的速度通常随温度而增快。例如在 35°C 下的水流经细管的速度要比在 5°C 下的快一倍，假定在这两种情况下管子两端的压力降都相同。同样的温差往往使生化反应速度提高二十倍之多。因此可以预期：内在的生物钟只能在某一温度上以正确的速度运行。哺乳动物和鸟类通过调节体温使之近乎恒定来解决这个问题，但是其它生物又是怎样的呢？

图60示出单细胞的膝沟藻 (*Gonyaulax*) (第77页)

安放在恒定的暗光下而不是放在明暗相间的自然光照下时其发光强度波动的情况。可以看出其发光强度继续以与在自然条件下相同的频率而波动，称为“似昼夜”（其周期近似昼夜）节律。同样明显的是它的发光节律虽然会因温度的不同

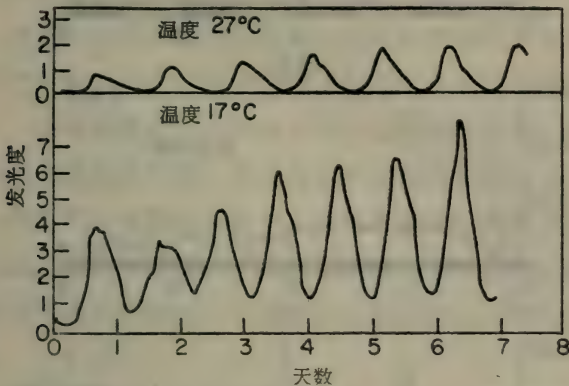


图60 从在恒定条件下弱光中培养的膝沟藻 *Gonyaulax* 所发出的光。振荡周期在27°C下为26.3小时和17°C下为22.8小时。引自J. W. Hastings和B. M. Sweeney, *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 43, 807, 1957

而有某些差异，但不大，即使其幅度，即波动的高度，在两个温度下有很大的差异。在两个最大发光度之间的平均时间在17°C下为22.8小时，而在27°C下为26.3小时。这意味着温度升高十度使速度降低15%。这可以用来与在同样温差下一个典型的化学反应对温差所起的效应为速度提高100—200%作比较。这种生物究竟用什么办法居然使它们的生物钟如此之不受温度的影响，是个难解之谜。

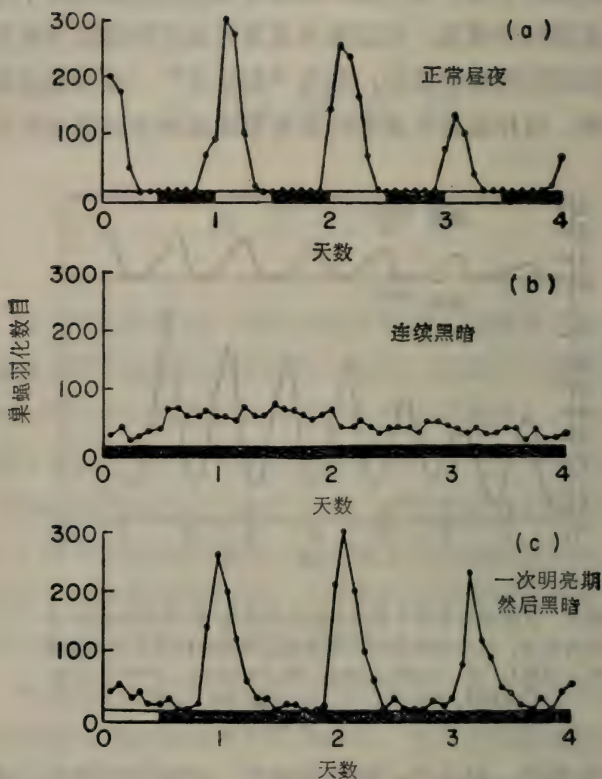


图61 果蝇的羽化节律作为一种内在生物钟（在本例中为一种羽化趋向的节律）有可能被照明的变化所同步的实例。图为在不同时刻（横坐标）在培养瓶中果蝇羽化的数目（纵坐标）。在曲线下方的长条中以白色与黑色分别代表明亮与黑暗的光照条件。在自然的每天12小时照明（上图）的条件下，大多数果蝇在早晨羽化。在连续黑暗（中图）的条件下，没有明显的节律。很可能每只果蝇各自的24小时节律都不与其它果蝇的同步，从而使一天24小时每小时都有果蝇羽化。只照明一次继之以黑暗（下图），足以使多数个体同步

尽管由温差所引起的效应不算太大，但是两只钟在图60的两个不同温度下运行了几天之后也会产生一种位移。这只有在恒定的实验室条件下才会发生。在自然条件下，这些生物钟依赖昼明夜暗的变化每天拨正一次（图61），从而使生物体固定在恰好24小时的节律之中。

其它生物的行动与此相仿，虽然除光照外，生物钟还受到其它现象的影响。植物表现出它的叶子的逐日运动（图版17），动物喜欢在一天的某几个钟点里进行活动，也就是它们表现出活动的节律。对某种豆科植物所作出的实验结果为：在恒定的实验室条件下，其叶子运动的周期在 15°C 下为29小时，在 25°C 下为24小时，以及在 35°C 下为19小时。蜥蜴的活动节律在同样的三个温度下分别有25，24和24小时的周期。

生物有追踪一天中时刻的能力，这不但对本物种来说很重要，而且对种与种之间的相互关系来说也很重要。蜜蜂不但要寻觅飞到花朵去的途径，而且必须当这些花开放的时候去，才能吮吸其花蜜和刷取其花粉。反之亦然，花朵必须在蜜蜂光临的时刻开放才能使之授粉。有许多种花还能在蜜蜂光临的时刻之外合拢，借以保护其娇嫩的内部器官。不同的花在不同的时刻开放（图62），授粉的昆虫一般都能对此加以追踪。

有可能通过把生物体暴露在一个人工照明节律之下的方法，把它的内在生物钟重新拨过。图63示出一项对欧椋鸟所作实验的结果。先对这种鸟进行训练，使之在图中箭头所指

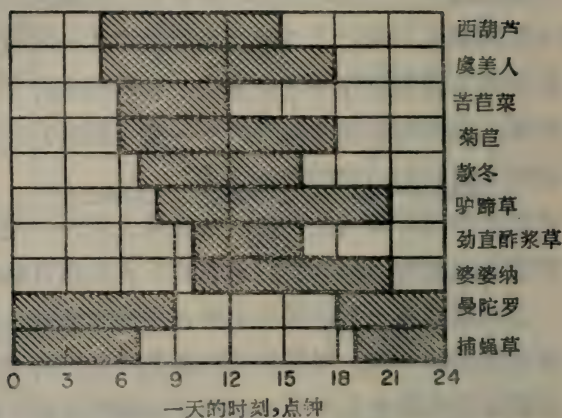


图62 十种花的开花时刻和合拢时刻。以一天的时刻为横坐标作图，阴线部分表示花是开的。引自邦宁(E. Bünning): “Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 1953

的食盒中取食。在训练期结束之后，允许这头鸟在任一空盒中觅食，所有的食盒都一模一样，围着释放它的地点作一圈安放。于是记录下这头鸟在各盒中觅食的次数，这在图63中用小黑点表示。左图表示在自然光照就是明暗随着自然的昼夜而变的条件下所作实验的结果，这头鸟利用真正的太阳作为它定向之助。右图表示出在训练与实验之间让它经过12到18天的一段人工光照节律的时期的结果。这个人工光照节律与在训练它时所经历的自然节律相比，已把相位前移了6个小时（即24小时的四分之一）。这头鸟于是在实验时借太阳之助，选择了一个与训练的方向相差 90° 的方向（即一周的四分之一）去觅食。它显然对一天的钟点作了错误的估计，

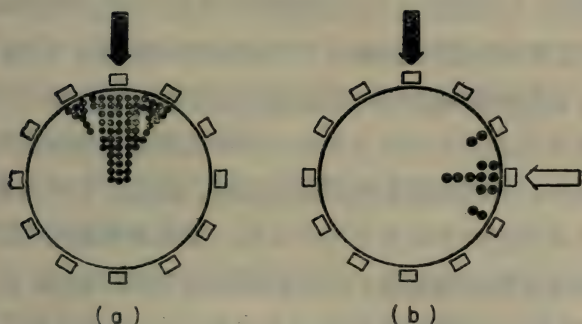


图63 把一头欧棕鸟关在一只圆形的笼中，从笼子里它可以望见天空但见不到其它的景色和事物。已把它训练得能到正北方的盒子里去取食（箭头所指的长方形）。然后只用空盒进行实验。发现这头鸟仍然到正北方的盒子里寻找食物（a），每个黑点代表一次试验。然后把它经过两星期的人工照明节律，这一节律与自然节律相比有6小时的领先，但周期仍旧是24小时。在此期间，这头鸟显然已把它自己的内在生物钟作了调拨。于是当不再训练而让它恢复这项实验时，发现它向正东方的盒子里寻找食物（b）。把生物钟拨快了四分之一天使得太阳罗盘跟着偏转了一周的四分之一。根据霍夫曼（K. Hoffmann），Z. Tierpsychol. 11, 453, 1954

因而以错误的方式去使用太阳罗盘。这头欧棕鸟的内在生物钟已被人工的光照节律拨快了6小时。其它的生物也有相似的反应，虽然为调拨生物钟所需的时间可能并不相同。

试问生物怎能觉察出光照节律借以拨正它的生物钟的呢？对有眼睛的动物来说，似乎很明显，它们看见了昼夜之别，使之有可能测量昼夜的长短，再以其结果拨正生物钟。但是如果没有一项合适的实验证明，谁也不能对此作出结论。事实上已经作出了一些验证这项理论的实验。哺乳动物似乎只靠眼睛分辨光线的刺激。至于其它动物，所得的证据

与此相反。不管怎样，已经肯定把鸟和昆虫的眼睛切除或弄瞎，它们仍然有能力以某种方式辨别光线借以拨正其生物钟，并且仍然有能力通过测量昼夜的长短来追踪季节。不同颜色的光在调拨生物钟上的效应并不与视觉灵敏度相符合。在鸟类中，只对红光有光周期的反应。因此，似乎除眼睛以外，还有其它的光敏器官位于头部。在鸟类和昆虫中，这个器官也许是脑的某部分。有人认为在鸟类中，这就是下丘脑。

在植物中能够“看得见”明暗并能传送信息到其它部分去的是叶子。在落叶树中，“看到”白昼在春季中开始变长的是芽蕾，它们就借以决定在哪个适当的时刻开始萌发（在这层关系上温度的上升也是一种重要的刺激）。在植物中，能够吸收光线的刺激并使之“看得见”的色素就是植物光敏色素（简称光敏色素，Phytochrome），请看下节中对它的讨论。

植物光敏色素

在植物中，除了光合作用和向光性以外，还有几种受到光照影响的现象已被发现。各种现象可能很不相同，而且似乎毫无共同之处。下面罗列一些例子：

1. 有些种子在吸饱了水以后，必须在接受光照之后才能发芽。凡是种过菜园的人都知道：如把一块地上的杂草锄掉，再用犁或铁锹把新的泥土翻上地面之后，新的杂草很快

就长了出来。种子能在深处潮湿的泥土中经历多年不发芽。但当它们一旦暴露在光照之下，就会触发那个引起发芽的生理过程。这当然是个对杂草本身有很大好处的机制，虽然不一定对种菜园的人有好处。

2. 一棵植物是否长出蓓蕾或者只继续地长出绿叶，往往取决于光照的条件。

3. 幼苗能在完全黑暗中生长一段时期，利用的是贮存在种子里的营养。它的茎是长得异常地细而长。草本植物的叶子长得瘦而长，其它植物的叶子则长得很小（图64和65）。这跟由于缺乏光合作用所致的营养不足没有关系。可由这样的事实来证明：即植株的生长样式是可以由弱光改变的，即使这种弱光已微弱到不足以产生任何显著的光合作用的程度。由于缺乏光照而引起植株的细长生长样式称为黄化的植株。

已由实验证明：光敏种子的发芽、开花与否的调节、黄化的防止以及许多其它过程都最容易受到红光的影响，而绿光几乎没有什么效应。蓝光的效应随不同的实例而异。为此之故，大家一度认为遮断光线并调制其效应的色素必定是某种类型的叶绿素，它吸收红光和蓝光，但对绿光的吸收要少得多（图2）。但在某些对光有敏感性的植物物质中，却找不到半点叶绿素，虽然也可能有叶绿素，但因含量太少而发现不了。在黑暗中生长的黄化植株中不存在叶绿素，但有一种近缘物质叫原叶绿素，具有多少相仿的吸收光谱。当用红光照射黄化植株时，原叶绿素就迅速地转化成为叶绿素，即



图64和65 光照对于马铃薯植株生长 (图64) 和芥苗生长 (图65) 的影响。矮而有大叶子的植株是在自然光照条件下生长的，细长而有小叶子的 (黄化的) 是在黑暗中生长的。只有那些在有光照处生长的植株是绿色的，在暗处生长的呈淡黄色。在两株马铃薯上的数字表示在茎上相对应的节点。图64引自佩弗 (W. Pfeffer); "Pflanzenphysiologie", 1904; 图65根据唐斯 (R.J. Downs) 1962年的照片

使红光很微弱也行。这使人以为正是这个转化以某种方式使黄化植株在受到光照时变更它的生长样式。这一概念在研究了生长反应的作用光谱之后得到了加强，因为除了叶绿素和原叶绿素外，没有其它已知的较高等植物色素能够强烈地吸收红光和蓝光并微弱地吸收绿光。

第一个阐明真相的重要步子，是发现了红光的效应可以通过在随后用波长甚至更长的光照射而消除之(图66)。这种光的波长在700毫微米以上，位于可见光(红光)与不可见光(红外线)之间的边缘地带，通常称为远红光。这项发现引出了有一种光敏色素存在的推测。经过了许多年的研究，才牢固地确定并测出了光敏色素的存在。用一种间接的方法，

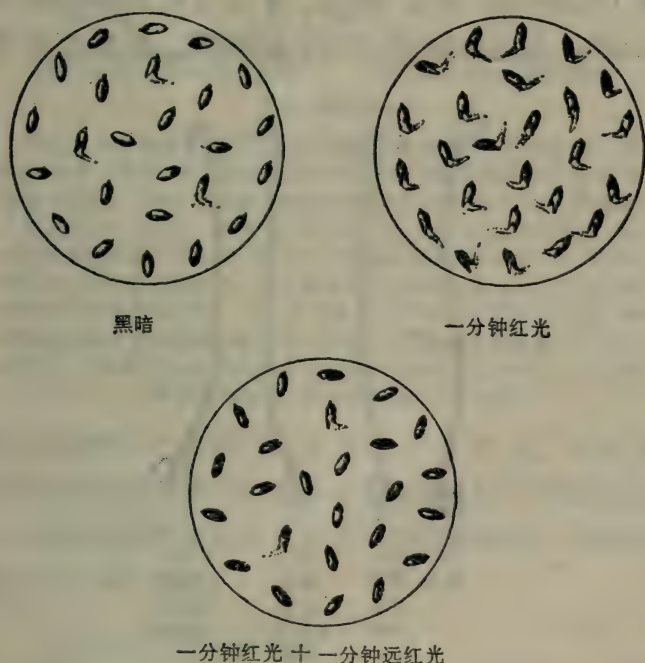


图66 莠苣的种子在浸透了水之后按图中所标的办法照射一会儿后再在黑暗中放一些时候。用红光照过的种子全都萌发了芽(右上图)，但远红光抵消了红光的催萌效应(下图)。引自斯旺森(C.P.Swanson)所编的“An Introduction to Photobiology”中由莫尔(H. Mohr)所写的文章，1969

经过非常仔细地测量植物对各种不同强度和不同照射时间以及各种不同的红光与远红光组合所起的反应，终于确定了光敏色素的一些性质（图67和68）。经发现这类物质能以两种不同的形式而存在。其中之一叫做 P_R ，在红光波段中的660毫微米处有个吸收峰。另一种记为 P_{FR} ，它在远红光波段中的730毫微米处有最大吸收作用。通过红光的作用 P_R 部分地（至多80%）转化为 P_{FR} 。通过远红光的作用， P_{FR} 转化为 P_R ，但这种转化在黑暗中也能进行，虽然比较慢。

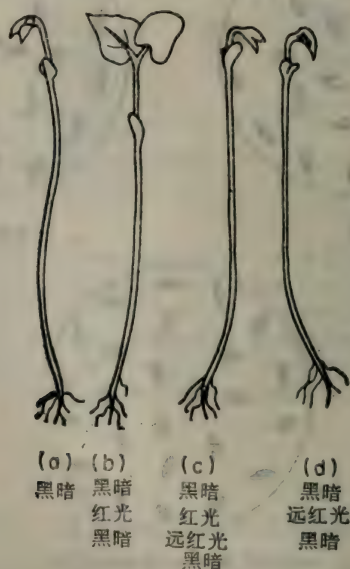


图67 (a) 豆苗在完全黑暗中生长。(b) 豆苗在接受过小剂量的红光后令其继续在黑暗中生长。(c) 处理法与(b)相同，但在红光照射之后再远红光照射。(d) 只接受一会儿远红光的照射。所有四张图都在同龄时描绘的。根据唐斯, *Pl. Physiol.* 30, 468, 1955

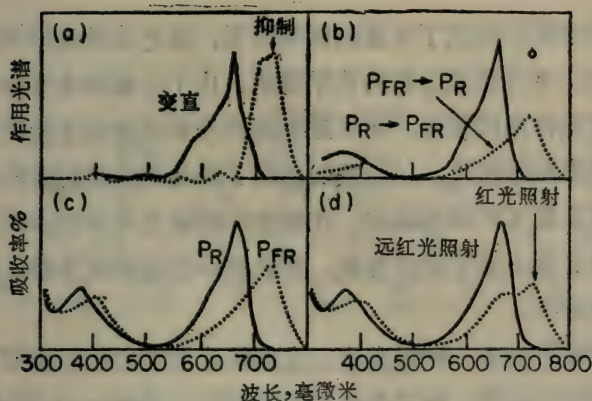
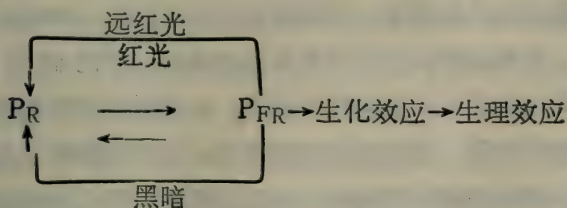


图68 (a) 在黄化豆苗上使弯头变直 (也就是图67中的a→b) 的作用光谱 (实线) 以及使变直效应受到抑制 (也就是图67c) 的作用光谱 (点线)。(b) 在光敏色素的水溶液中 P_R 转化为 P_{FR} (实线) 及其逆过程 (点线) 的作用光谱。(c) P_R (实线) 和 P_{FR} (点线) 的吸收光谱。a中的曲线与c中的相象, 但在紫外线波段 (约400毫微米) 中前者要低得多。这可能是由于类胡萝卜素和其它黄色色素的存在吸收掉紫光之故。(d) 用远红光 (实线) 和红光 (点线) 照射过的光敏色素溶液的 absorption 光谱。用远红光照射过的溶液只含 P_R , 因为 P_R 不吸收远红光。用红光照射过的溶液既含 P_{FR} 又含 P_R , 因为它们都能吸收红光, 因此转化是两向可逆的。

另外还发现 P_{FR} 有一种 P_R 所没有的生化作用。也就是这种仍属未知的初级生化效应, 终于 (通过几个不同的次级反应) 在适宜的季节里使种子发芽, 并使植株开花。这可以总结成为以下的示意式:



科学家们经过了大量的研究之后，现已成功地把光敏色素提纯出来并研究出它的化学组成。由于在植物中光敏色素的浓度低得难以置信，要不是先期用许多间接的方法研究出它如此多种的性质，从而确切地明了想要弄清楚的是什么，这一成果是不可能出现的。在每公斤的绿色叶子里大约含一克的叶绿素，至于光敏色素，那么在一百吨的叶子里大约只含一克而已。

光敏色素是一种蛋白质，它的组成现在已经弄清楚了。在这种蛋白质中，除了含各种氨基酸外，还有一个发色团(chromophore)，其结构式如图 69 所示，或者至少与之很近似。在光敏色素与红藻和蓝绿藻的红色素(藻红蛋白)和蓝色素(藻青蛋白)之间存在着很大的化学相似性。不妨把光敏色素比做一个已被劈开的叶绿素分子，使几个小环不再联成为一个大环，而是散开成为一条链。还没有完全弄清楚在 P_R 和 P_{FR} 间的化学差别，以及 P_{FR} 所调节的化学过程的本质。光敏色素是一种蛋白质这桩事实本身，说明了为什么它的浓度如此之低而效应又如此之大的原因所在。有的科学家认为它在 P_{FR} 的形式下起着一种酶的作用，但当它转化为 P_R 后就失活了(参看第 112 页)。可是，尽管进行了各种类型的大量测试，仍然没有发现它作为一种酶所应有的活性。有些现象似乎可以很容易地通过以下的假定来解释：即 P_{FR} 激活或灭活某些个基因，从而对好些种酶的合成起着调节的作用。但在其它的情况中，这样的解释显然有不足之处。例如在有的实验中，用红光照射只消几秒钟就能引

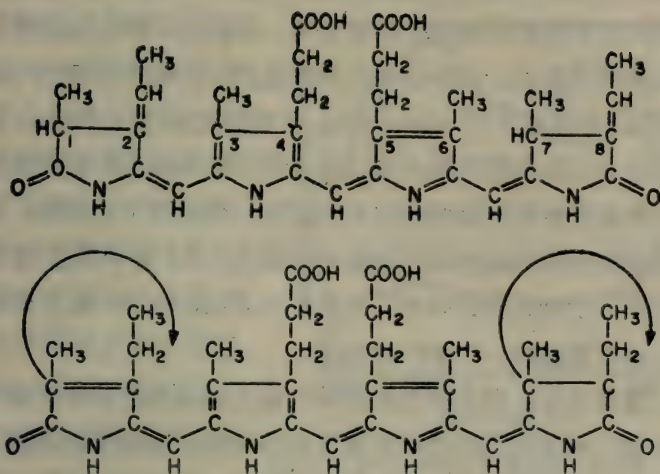


图69 P_R (上图)和 P_{FR} (下图)的色素部分的可能结构式。箭头表示据信在 $P_R \rightarrow P_{FR}$ 的转化中所发生的两个氢原子的转移情况。在转化时分子旋转了 90° ，可能是由于那些跟光敏色素的蛋白质部分相结合的键有所变动所致 (参考视紫红质)

起一种生理上的变化。由于基因对酶的合成作用是由 RNA (核糖核酸) 作媒介的，因此在基因的活性上的变化不大可能有如此迅速的表现结果。

对于光敏色素已从在细胞内部光致叶绿体位移的研究中，获得了一些非常可喜的成果。在许多植物细胞中，当光线微弱时，那些扁的叶绿体就转身把宽大的一面朝向光源 (图22)。它们以这种方式最有效地猎取光能。相反，要是光照强烈，这些叶绿体就转身把它们的狭边面向光源，让过

剩的光线穿过，射到后面的其它细胞里去。它们以这种方式避免因吸收过多的光能而遭受破坏的危险。经发现对这两种反应的光刺激并不是由叶绿体本身，而是由一种在细胞质里的色素所觉察的。这种色素在多数植物中就是黄素蛋白（第150页）。在转板藻 *Mougeotia* 中，叶绿体在弱光下定向的刺激却是由光敏色素作媒介的。用各种不同偏振面的面振光的极小光点照射转板藻细胞的不同部位，得出以下的结论：光敏色素位于隔开细胞质和细胞壁的膜上。 P_R 分子都以螺旋状作平行于细胞壁的排列。当光敏色素从 P_R 转化为 P_{FR} 时，分子就旋转一个 90° 的角度。

这项发现，即光敏色素附着在膜上并且在光照时有旋转的现象，对其作用的模式展现了新的希望。也许光照在膜上引起一个“漏洞”，就好象视光感受理论（第111页）一样。这个漏洞也许引起一股电子流或者一种分子经过膜而转移，转而就可以说明在植物中有时观测到的迅速的光致反应产生的缘故。

新近的好几个发现指明光敏色素的转化，确实影响到膜的性质。在黑暗中生长的植物里光敏色素是以一种易溶的形式而存在的，在经红光照射之后它就更牢固地结合在膜上。不但外边的细胞膜，而且好几种内膜都似乎跟光敏色素的反应有关。作为一个例子，不妨提一下那种发生叶绿体的小膜囊泡，可以从在黑暗中生长的植株里分离出来，经证实它们含有光敏色素。这种囊泡经光照后释放出赤霉素——一种植物激素。赤霉素的释放似乎是光敏色素影响植物生长发育的

方式之一。

在不同颜色或波长的光照下所作的实验究竟有没有在自然界中的对应面呢？大家对在各种不同条件下自然光的光谱组成，有逐渐增多的注意。在图19中我们已看到在海水中的光怎样地不同于海面以上的光而有其独特的光谱。图70说明了在一座森林里面的光要比直接来自天空的光有较大比例的远红光。所以它理应把光敏色素朝 P_R 的方向推移。

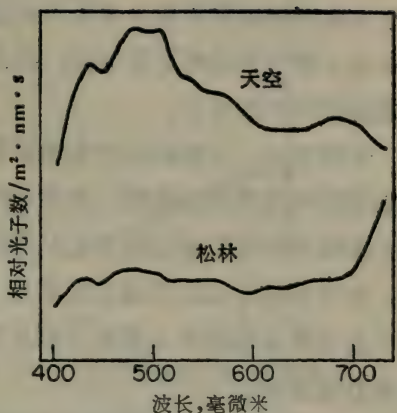


图70 在开旷的天空下阳光被薄云遮住时（上曲线）和在松林中（下曲线）光的组成的比较。在松林中的光含有较大比例的远红光，这主要是由于针叶吸收掉波长较短的光线所起的反映。两条曲线的坐标尺相同。曲线由乌默奥大学的林德（S. Lind）和诺德斯特龙（B. Nordström）所测得

光 周 期 年 历

对动、植物来说，有必要准确地知道哪个季节的来临，在纬度高而冬夏差异很大的地方尤其迫切需要。要是一只鸟在冬季从非洲飞到瑞典去，结果是灾难性的，就好象牧草在

元旦开花一样地不合时宜。对一条饥饿的毛虫来说，如果在树上还没有长出叶子的时候就孵化了出来，即使是在春天的一个异常温暖的日子里，也是不理想的。要是一种动物的母兽在某个季节里准备好要交配，必然要求公兽在相同的时候也准备好要交配才行。

长时期来，大家都认为生物对季节的追踪主要通过通过对周围温度的年度节律的监察。象这样的观点多少有几分道理。有许多鳞茎和芽都可以把它们从冷处移到暖处而使之提早发育。有许多种子非在低温下暴露过不会发芽。这个特性使它们不会在秋末刚成熟之后就立刻发芽，从而防止它们因冬天的来临而冻死。

可是单单温度并不是季节来临的一个可靠的指引者。因为季节的典型温度有发生大的瞬时偏移的可能。但生物体的发育往往必须作长期的“计划”，因此不能允许它紧跟着天气的随机波动。

但是白昼的长短，也就是从日出到日落的小时数，在一年之中的变迁要比温度的起落提供一种更为精确的年历（图71）。昼长的变迁可以以天文学的精确度年复一年地重演。已经越来越认识到生物体对昼长（“光周期”）的测度是追踪季节的最为重要的现成方法。这种方法称为光周期现象。

读者如听到蛭虫这个名称，也许不会产生太好的感觉。但是由于好几个科学上的原因，蛭虫使人大感兴趣。其繁殖的方法也比其它动物引人入胜。这种动物通常以其受精卵越冬。到春天这些卵孵化，产生小蛭虫，它不经过化蛹阶段就

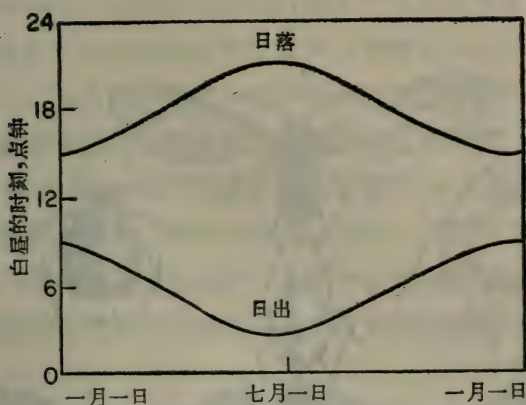


图71 在瑞典斯德哥尔摩一年中不同时期的日出和日落时刻

发育到成虫的大小。以这种方式发育成的都是雌虫，因为它们都能生产子代，但不需交配（在这个时刻见不到一只雄的）。它们不产卵，直接产出子代。所产的几乎全部是雌蚜，只要不被瓢虫或其它捕食动物吃掉，就能繁殖。整个夏天就以这样的方式渡过，产生出一代代的所谓胎生雌蚜。也产生少数雄蚜，但就生殖而论，它们是无足轻重的（图72）。

快到秋天时出现一种变化。产生出一种不同类型的雌蚜，它在交配后产卵。除了在不同的生殖方式之间形成一种交替外，还在有翅型与无翅型之间以及在不同的宿主植物之间形成交替。

已经研究出昼长是生殖模式的决定因素。有一种例如生活在豆株上的蚜虫受到特别深入的研究。只要把它暴露在每天至少16小时的光周期下，就会出现100%的胎生的无性生



图72 在同一种蚜虫（这是一种苹果树的害虫）内几种不同类型的个体。(a) 产卵的（卵生）雌蚜，(b) 有翅的秋型蚜虫，(c) 胎生雌蚜，(d) 不经交配而产仔的无翅春型蚜虫。引自戴维森(R.H.Davidson)和皮艾里斯(L.M.Pearis)：“Insect pests of farm, garden, and orchard”，1966

殖。如把光周期减少到14小时或不到14小时（每天至少有10小时的黑暗时期），这种昆虫就完全作有性的产卵生殖。

白昼的长短怎能影响蚜虫的生殖方式呢？因为已经知道植物对昼长是敏感的，那么蚜虫也许可能通过植物受到影响。不过事实并非如此，而且也不是照在雌蚜身上的光照决定它直接生殖还是交配并产卵。如把初生蚜从一个长昼的环境（16小时光周期）中取出来放在短昼环境（12小时光周期）中饲养，它们在过了大约两星期之后开始生殖，就好象它们是在长昼环境中饲养大的一样。要到下一代才会转变为有性生殖。因此，决定蚜虫的生殖模式的是对其亲代的光照长短。

有一种也由光周期决定的所谓季节性二态现象（在同一个物种里在不同类型间有季节性的交替现象）出现在其它昆虫类群中。林奈（Linnaeus）曾描述过两种属于蛱蝶科的蝴蝶。他为它们起了两个学名：赤斑蛱蝶（春型）*Araschnia levana* 和赤斑蛱蝶（夏型）*Araschnia prorsa*。这两种类型的蛱蝶有完全不同的翅纹（图73）。后来才证实两者属于同一个种（地图蛱蝶），其中一个属春型，一个属夏型。它们翅膀上的花纹是由幼虫的光周期决定的。

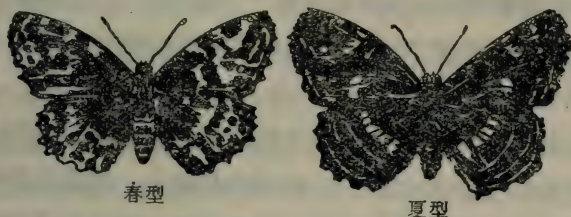


图73 地图蛱蝶 *Araschnia levana* 的春型和夏型。引自 Boas-Thomsen; "Zoologi I", 托马森 (M. Thomsen) 和诺曼 (T. Normann) 制图, 1968

昆虫越冬的能力也主要是由光周期性所调节的。当白昼变短时各种昆虫都迟早进入一种休眠状态以越过冬天。随着昆虫的种的不同，越冬的是卵、幼虫、蛹，还是成虫，也都不尽相同。冬眠状态的特征是代谢强度的减小和耐寒能力的增加。

在整个动物界中，年度发育节律受到光周期控制的比比皆是，使光周期成为一种与生物节律相偶联的现象。诸如鹿茸的生长以及某些（不是所有的）候鸟的迁飞都属此类。在北

欧斯堪的纳维亚半岛上的许多动物，如野兔、鼬和雷鸟等都在冬季的白色毛或羽和夏季的深色毛或羽间发生交替，似乎也是由光周期所调节的。

在植物中的光周期调节现象相当普遍；研究得最多的就是开花现象。事实上正是对开花的研究才导出了1920年对光周期的发现。如果了解开花是怎样控制调节的，在经济上大有好处。因为不但可以生产出圣诞节用的美丽鲜花，而且还可以使那些如菠菜、烟草等需收获其叶子的植物或者使那些如甜菜、马铃薯等需收获其地下部分的植物少开花，以便使它们把开花所需的能量节省下来移用到需收获的叶子等部分上去，从而令其充分发育。

有的植物，不论把它们在长昼或短昼中栽培，其开花期都与光周期无关。其中的一个实例就是番茄。可是这种特殊的植物，不论它属于哪种类型，都会在恒定的条件下受到损伤。如想使它在连续光照之下作最佳的生长，就必须施加一种每天一周期的温度节律。就好象在它的内在生物钟里存在着某种“钟摆”，需不时施加一点脉冲式的推动才能使这只生命钟免遭损丧似的。

大多数开花期由光周期控制的植物属于以下两种主要类型中的一种：长昼植物和短昼植物。在长昼植物中蓓蕾的发育和开花期是由植株暴露在白昼光照时间超过某一定小时数（即临界昼长）的情况下经历一段时期后诱发的。短昼植物则与此相反，开花期由短于某临界昼长的光周期所诱发（图版18）。有的植物要求光周期在一定范围内，例如在12—16

小时范围内，或者在某些数值之外，才能开花。有的更加特别，在发育的早阶段中要求一种光周期，而在发育的另一阶段中要求另一种光周期。各类植物似乎使用无数种的“谋略”，让它们能在一定的环境下在适当的时期里开花。这里所谓“适当的时期”当然随不同的情况而异。不论什么环境，同一物种的许多个体如能同时开花，对这个种来说，是桩大事，这样可使植株受粉的可能性大大地提高。

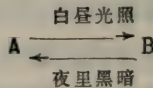
某种光周期的行为并不一定与某个特殊的分类类群分不开，却是与环境大有关系。在同一个属内的不同种间，甚至在同一个种的不同变种间，都有不同的反应模式的实例。例如在烟草属中，既有长昼植物，也有短昼植物。

瑞典的植物一般都在经历了一个长昼的时期后到夏季开花。因此该地区的植物群含有许多种长昼植物。典型的例子如天仙子、各种种类的苜蓿以及蔬菜中的菠菜、甜菜、胡萝卜、黑芥、蚕豆，作物中的燕麦和黑麦等。在短昼植物中则有好多种从南方国家引进的大豆、大麻、洋蓟和大丽花等。

植物究竟怎样能够测度出白昼的长短呢？从许多实验表明植物事实上并不去测度白昼的长短，而是去测度黑夜的长短。在短昼的条件下，可以通过在黑夜里放一次极其短暂的闪光以破坏黑夜的连续性，使短昼植物不开花而使长昼植物开花。与此相反，如果在长昼中插进一小段黑暗的时期加以破坏，却并不能对长昼植物产生影响，它仍然把这天当作长昼“看待”。

最早企图解释这种现象的就是所谓沙漏假说。假设一个

物质A在白昼经光照的作用（即通过光化学过程）转化为另一种物质B。到了黑夜，又通过一个化学反应使B消失，也许使B逆化为A：



B 的消失就象在一只沙漏（欧洲古代的一种时计）的上面玻璃罐里的沙子逐渐通过中间狭颈而漏掉一般。这可能是个度量时间的过程。据此可以设想B 促进长昼植物的开花但抑制短昼植物的开花。如果在一个对短昼植物所进行的实验中，黑夜被一次闪光所隔断，那么A 就会因有光照而转化为B，但B 消失的时间不足甚至使B 不可能全部消失（图74中图），因而就抑制了开花。这好比这个沙漏由于中间照明而重新在上罐中装进了沙子相仿。在探明了光敏色素之后，发现 P_R 恰相当于物质A， P_{FR} 相当于物质B。图74示意地示出 P_{FR} 的含量是怎样地在自然的昼明夜暗节律下（上图），在半夜里短暂地用白光或红光照一下（中图），和在每夜的干扰后额外再用远红光照射一下（下图）等实验中所应起的变化。现在已有了直接分析光敏色素的技术，经发现其活动方式多少有点与所假设的相似。所没有料到的是光敏色素的转化速度太快，跟假说不相吻合。另一桩复杂的事是有些 P_{FR} 消失掉了，但并没有相应地形成 P_R 。这些 P_{FR} 究竟化作什么了不得而知。对这个问题的答案很可能就是 P_{FR} 的作用方式的关键所在。

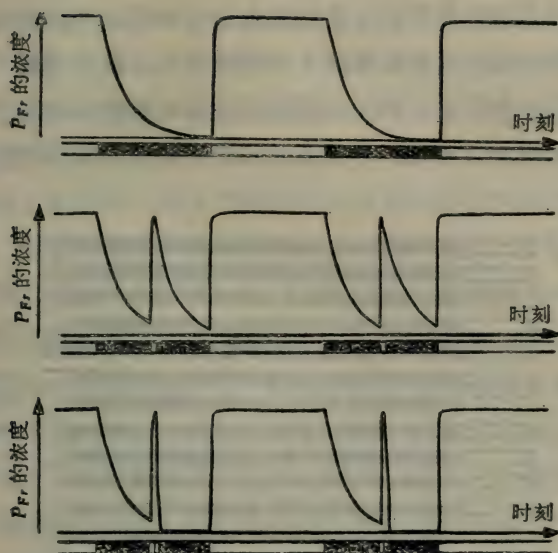


图74 为何相信用“沙漏假说”可以解释光周期作用的示意图。见正文。在每张图下面的长条中白色表示光照，黑色表示黑夜

于是，有的实验成果与沙漏假说吻合得相当好，但也有些结果根本与此假说不相吻合。图75示出短昼植物伽蓝菜 (*Kalanchoë blossfeldiana*) 在以三天而不是一天为周期的光照节律处理下的开花情况。每72小时中有11.5小时使此植物暴露在连续光照之下。在长的黑暗期中被半小时的“额外”光照所打断，且把这段光照在不同的实验中于不同的时刻插入在周期之中。在正常的24小时的节律下，如果光周期少于12小时而黑暗期超过12小时，这种伽蓝菜就会开花。如果沙漏假说属实，那么，在图75的最上一图所示的每个周期连续光照12小时和连续黑暗60小时的情况下，伽蓝菜理应

开花，因为植株耗尽 P_{FR} 的时间占总时间的比例要比正常的短昼节律的（如11小时光照+13小时黑暗，在此情况下伽蓝菜会开花）来得大。然而此图表明植株在经60小时的连续黑暗的处理后没有开花。可是在有几个实验中的植株却开了

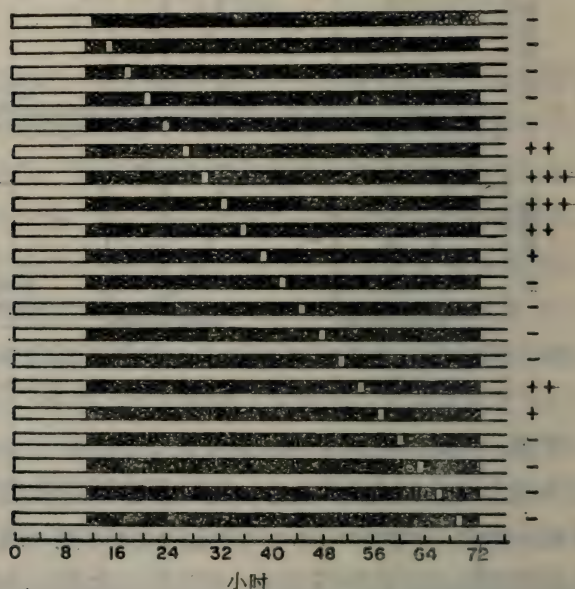


图75 对短昼植物伽蓝菜 (*Kalanchoë*) 以三天为周期栽培之，其中有11.5小时的光照和60.5小时的黑暗相交替。在黑暗期中在不同的时刻插入半小时的光照。黑带和白带分别代表在二十个实验中黑暗和光照时间的长短。在右方表示出实验的结果：- 不开花，+，++，+++，开花程度越来越大。引自邦宁 (E.Bünning); "Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze", 1950, 卡尔 (D.J. Carr) 提供数据

花。在这几次实验中，在长的黑暗期中有个短暂的光照把它隔断。确切一点说，如果截断光是在主要光照期开始后24—36小时之间或再过24小时以后插入到黑暗期中去的话，伽蓝菜就会开花。

为了解释这一引人注目的实验结果以及其它与之有关的事项，科学家邦宁（E. Bünning）抛开了这个沙漏假说，他勾划出了另一个假说，按照他的理论，植物规则地在两种不同的生理状态之间往复振荡。他名之为亲光（喜欢光照）相和亲暗（喜欢黑暗）相。如植物在亲光相中获得光照就促进它的开花，如在亲暗相中给以光照，它的开花就被抑制。两相间的交替受到内在生物钟的调节。在恒定的条件下，这种振荡以近乎一天一次的似昼夜节律而发生。在自然条件下，这只钟经常被从黑暗到光亮的开关所拨正。不论短昼植物或长昼植物都同样如此。在这两种植物之间的差别在于它们的生物钟是以不同的方式拨正的。在短昼植物中，振荡开始于亲光相，在大约12小时之后就变为亲暗相。读者不妨自行检验一下，这一假说与图75的实验结果相吻合。在长昼植物中，亲光相直到光周期开始后12—20小时才达到它的最大值。

还应该提一下的是，许多短昼植物即使人工地施以有机营养使之不依赖光合作用，却仍旧需要一点光照才能开花。有的只需几分之一秒的闪光就足以使它开花。闪光的效应就好像是去开动这种植物的内在生物钟，和不同生理状态间的节律性交替似的。

邦宁的亲光相和亲暗相理论因另外一个观测结果而得到了加强。在这之前对于这两个相还只作为一种抽象的假设看待，它们是从在用不同的光照处理后开花与否的实验结果，间接地推导出来的。可是在不少种植物中，这种交替现象有可能直接观察到，这是因为植物以一种特征性的方法变动它的叶子的位置之故（图版17）。叶子在亲光相中竖起来，而在亲暗相中垂下去。一株短昼植物在自然条件下在早上竖起，而在黄昏垂下。凡是开花与否跟白昼的长短无关的植物，并不显示有规则的叶运动（倒过来说，不一定成立）。当有一种内在的节律存在时，它还有可能监控代谢的变化，例如呼吸强度的振荡等。

在这里把植物的光周期跟开花期联系起来。如同动物的那样，植物的光周期现象也是多方面的。图76示出整个一棵树的生长发育以非常奥妙的方式通过光敏色素系统而受到白昼长度的控制。还有一个在植物中由光周期调节的过程的例子，是各种鳞茎和块茎的发育。

在植物中，它们的叶子通常“看得见”光照，它们的“视色素”就是“光敏色素”。因而能确定一年中的季节，于是从叶子把化学信息（各种激素）输送到诸如芽端或根茎等处。这些信息通知它们准备开花或开始收集贮藏营养是否是时候了。在落叶树（以及其它在冬天没有叶子且在长出任何叶子之前先开花的植物）中，芽和蕾可能是光敏的，它们追踪适宜于开花的季节。



光照 12 小时

光照 12 小时
+ 夜里 1 小时

光照 20 小时

图76 在下列的每日光照方案下生长了12个月的杉木：12小时光照（左图），12小时外加半夜一小时光照（中图），20小时光照（右图）。引自莫尔（H. Mohr）：“Lehrbuch der Pflanzenphysiologie”，1969

7 皮肤的光生物学

日炙和晒黑

人体的光生物学提出了许多有趣的问题。为什么日光有时使我们皮肤晒黑，但有时候却使它痛而且脱皮？防日炙的油有广告所说的那样有效吗？至于使用不自然的衣着、房屋和电灯，对我们的实际效果又是怎样？

如要了解光对皮肤的作用，首先必须知道一些关于皮肤的解剖结构（图77）的常识。

在表皮中可区分出有两层活细胞：（1）基细胞，它作为下面真皮的边界，和（2）马尔皮基氏细胞。后者越近表面就越扁，逐渐转变为角质层。角质层由碟状的死细胞组成，成为躯体的最外层。真皮主要由结缔组织所组成，但也含有诸如神经和血管等组织。在皮肤内外都有好几种特色，如毛发、各种腺体等，但这些都与本文无关。

我们一般所讲的皮肤晒黑包含两个组成。第一个是所谓即时晒黑，是最初在太阳下晒几分钟之内发生的。停晒之后颜色就开始褪下去，几小时之后就褪清了。即时晒黑是由于在表皮中存在着一一种少量的物质的光化学氧化所致。这种氧化作用的生成物就是黑色素（melanin）。即时晒黑对于出

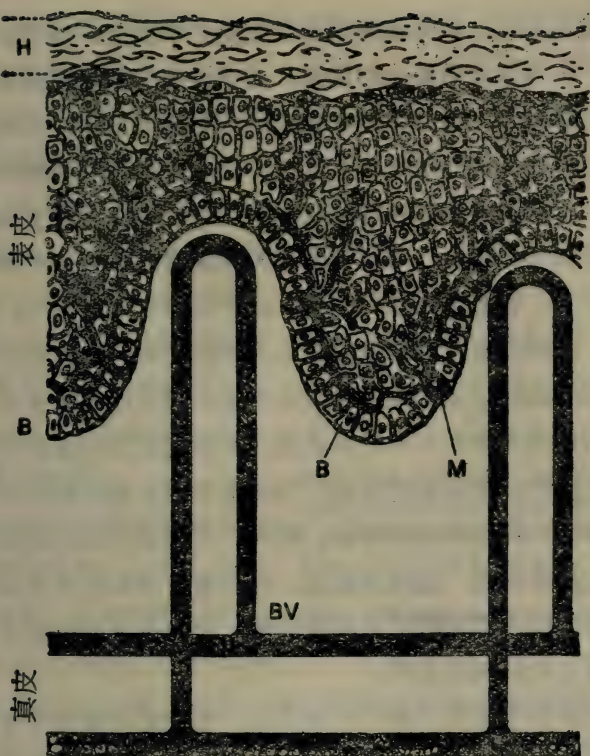


图77 人类皮肤简化的剖面图。H 角质层，B 基细胞，M 黑色素细胞，BV 血管。引自丹尼尔 斯 (F. Daniels, Jr.)，范德勒 (J. C. van der Leun) 和约翰逊 (B. E. Johnson) *Scientific American*, 1968

生时就有深色皮肤的人来说，要比浅色皮肤的北欧人更为显著。紫外线和可见光对此都有效。起作用的光谱波段在 320—600 毫微米范围内。由于即时晒黑是一种可逆的反应，因此它不会导致长期的晒黑。

除此而外，日光还会引起其它光化学反应，但它们并不即刻产生可以觉察得出的结果。这些反应过程主要发生在活的表皮细胞里，但部分地在角质层中也有所发生。由此而生成的化合物扩散到基细胞和真皮中去。它们在这些场所终于（几小时之后）导致各种变化。第一种值得注意的变化就是真皮里血管的扩张，其本身表现为皮肤发红。要是受到大剂量的日光，神经也会受到影响（由于既痒且痛，所以很明显）。大约与血管逐渐恢复它本来粗细的同时，在表皮中也发生新的变化，它们是：已经在表皮的最深部分浓集成为颗粒状的称为黑色素体中的黑色素，开始向皮肤的表面迁移。如同在图77中所见到的那样，凡是含有黑色素的细胞即黑素细胞都有长的向外的延伸体。同时，有更多的黑色素开始以很快的速率生成。这两个过程，即色素合成和色素迁移的结果，造成耐久不褪的皮肤晒黑现象，就象在夏天经常去游泳的人身上所见到的那样。

大多数专家都把耐久性的晒黑，看成是一种使在皮肤中的细胞受损的反应。除了日光辐射之外，许多其它种类的因素和处理法如对皮肤的放射性照射、热处理或机械处理都有可能导致同样类型的色素化。因此皮肤晒黑本身不一定是健康的一种标志。人们把晒黑误认为健康乃是由于晒黑往往与生活的方式有关，而这类生活方式又因为其它原因被认为是健康之故。

在一只防晒油的瓶子上贴个标签，说什么“它阻止有害的光线，但能让那些为你提供漂亮的棕黑色皮肤的光线透过

去”，是很值得怀疑的。实情应当以这样的方式写才对：皮肤发红并且发痛的现象最有效地是由波长短于320毫微米的辐射（紫外线，图78）所引起的。至于在这种油中透得过去的波长较长的辐射，能引起即时晒黑。可是那些能引起耐久晒黑的光线却跟引起发红和日炙的光线相同。

无疑，日光对皮肤也会有某些好处的，这放在后面再予细讲。在这些有益的效应中，有杀菌和产生维生素

D的光化学反应等。值得一提的是被防晒油所吸收掉的光线刚好就是对人体产生这些有益效应的光线。制造商可能也知道此事，因为在标签上不乏“杀菌”和“含宝贵的维生素”等字样，也可能确实在里面加了点维生素（成本很少）所以也没有直接撒谎。但标签并没有告诉大家：皮肤对以这种方式擦抹的维生素却没有利用它们的能力。

回到晒黑的问题：它会完成一项生物学的功能吗？也许黑色素为底下的细胞遮阴，从而起着保护它们的作用。这在一定程度上好象就只如此。可是大家也必须记住：可见光并

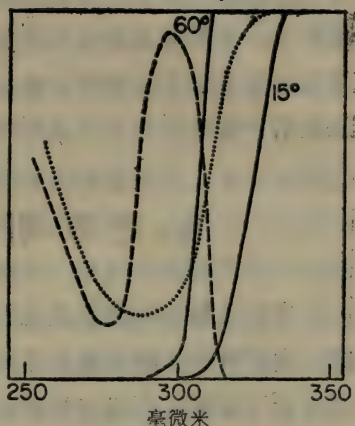


图78 日炙的作用光谱（点线）和在水平面处太阳在两个不同高度照射时短波日光辐射的相对强度曲线（实线）。很明显，太阳在天空中升得越高，对皮肤的影响也越利害。虚线代表一种可作防晒剂和防晒霜用的物质（对氨基苯酸）的透射曲线

不是最重要的因素，因为最有危害性的辐射位于光谱的紫外部分中。紫外线虽然也被黑色素所吸收，但除此而外，黑色素还可能通过它的化学特性、通过它对在皮肤中各种光化学反应所产生的所谓自由基的中和作用而进行防护工作。

由光照引起的疾病

有好几种疾病可能是在各种境遇中由日光照晒所引起的。由于有的人特别是肤色较浅的人，长期而且反复地在强烈日光下曝晒，可能会生皮肤癌。对日光的过敏性病症中，还有一种特殊的类型，叫做着色性干皮病，也往往致癌。患干皮病的皮肤对DNA的紫外损伤（见第八章）缺乏修复能力。

本身对光照并不敏感的皮肤可以施以某种化学药品而使之敏感。最简易的解释这种现象的方法就是将皮肤以照相胶片作比较。正常的皮肤本身，如上所述，主要对紫外线敏感。在胶片上的银盐也只对短波辐射（紫外线、紫光 and 蓝光）敏感。老式的胶片对黄光和红光是“色盲”的，因为它们不被银盐所吸收，而只有那些被吸收的光才能引发出光化学反应（第9页）。在新的全色胶片上添加了一种或几种染料，使它也能吸收绿光、黄光和红光（有的甚至能吸收红外线）。这使得胶片对所提到的颜色都敏感。颜料的唯一功能是吸收光能并把能量转送到银盐上去，使它起化学反应。颜料本身不起变化，它们用来使胶片敏化，是敏化剂。

吸收光线的化合物也可能以同样的方式使皮肤敏化，从而使它对光线产生非自然的敏感性。这种外加物质可以通过吃某些种植物，服药，异常的代谢，或者使用不合宜的化妆品等方式引入于皮肤之中。

产自植物的敏化剂对牲畜而不是直接对人，更为重要。含有敏化剂的植物值得一提的有圣约翰草、几种豆科植物和荞麦。当牛羊的肝脏功能不正常时，它们可能难以把所吃的大量叶绿素完全裂解。这种叶绿素的不完全裂解产物于是通过血液输送到皮肤，起着强烈的敏化剂的作用。不论什么敏化剂，一旦到达皮肤，凡是毛发稀疏的地方如耳朵、嘴唇、鼻头、眼眶、乳房和奶头等处都产生发痒和发炎的结果。在严重中毒的情况下，要是在强烈日光下曝晒，牛羊会失去知觉，甚至死亡。但放在栏里的牲畜就不要紧，因为这类敏化剂只在光照之下才发作其毒性。

有几种具伞形花序的植物（如野防风、野胡萝卜、巨猪草等）含有一种叫做呋喃香豆素的物质，这是一种极有效力的敏化剂。对它敏感的人一经接触过这类植物，再经太阳一照，就会发出皮疹。

还有许多不同种类的药物可以敏化皮肤。其中包括好多种口服药，氨苯磺胺和其它磺胺药都会加强日炙的程度。对敏感的人即使在弱光下也会使皮肤受到损伤。

血紫质症（或称血卟啉症）是有不同原因的一组疾病。在有的病型中由于肝脏受损（通常由酗酒引起），或者由于遗传缺陷，使肝脏缺乏裂解老化的红细胞中的红色素即血

红蛋白的能力。这种红色素于是溶解在血液中，使之在最终形成的红色尿中明显可见。它能以几种方式使身体中毒，但已知它能够损伤神经系统，也能跑到皮肤里使之异常地光敏，从而引起溃疡。在早先的年代里，这类溃疡肯定会受到感染，因此血紫质症的患者非常痛苦。有一种遗传型的血紫质症（可是这与光敏性无关）曾经困扰过欧洲的贵族，这无疑是由于高度的近亲婚配所引起的。

在化妆品中能敏化皮肤的有含曙红的口红。因此在口红中掺加曙红现已予禁止，但仍用在其它工业品如红墨水中。曙红的敏化效应可以借一个血样予以戏剧式地说明。红细胞在无曙红存在时不受光照的破坏，它们在没有光照的情况下也不被曙红所破坏。可是如果有曙红存在于血液中同时又进行光照，则红细胞就会迅速进破。曙红与光照的组合破坏了包裹每个红细胞的薄膜。在一种类似的过程中，微生物也可以被染料和光照的组合所杀死。

除了磺胺药外，以上所有提到的敏化效应说明有光动力学作用的存在。这意味着一种敏化了的氧化作用；除了染料和光照外，同时还必须有分子氧的存在，才能使破坏作用得以发生。

在许多生物体中，也许在人的皮肤中也是如此，通常都有能产生光动力学作用的色素。凡是适应于在黑暗中（例如在山洞里）生活的动物有时会对光线敏感到如此的程度，使得普通的白昼光线也可以迅速地致它于死命。这可能是因为皮肤的较外部分缺乏有保护性的（在光动力学上是钝化

的)色素所致。但这种色素存在于其它动物的皮肤中,以防止光线透入到身体里太深的地方。我们自己皮肤里的黑色素在功能上也许同植物中的类胡萝卜素相似,它也有的一种保护性的功能。在这两种情况下,有保护作用的色素以双重的方式起着作用。它们能吸收某些种有害的光线,但主要是通过化学的机制而起到保护作用的。

在古老的埃及有一种具伞形花序的植物(*Ammi majus*, 含有呋喃香豆素甲氧补骨脂素),可以用来治疗白癜风,这是一种皮肤上无色素的白斑病。甲氧补骨脂素和类似的化合物使白斑在日光照晒下变为深色。由于在此过程中不需氧气,因而不涉及光动力学作用。

维生素D与光能对抗的疾病

维生素D为骨骼健康发育所必需。严重缺乏维生素D会引起佝偻病,结果使骨骼变形。从植物界得来的食物只含微量的维生素D,可是,在不少植物(特别在一些象酵母菌一类的真菌)中含有一种与维生素D近缘的物质,叫麦角甾醇。人类和高等动物并不能靠自身把麦角甾醇转化为维生素D,但在紫外线的协助之下,这个反应就可以进行(图79)。如对麦角甾醇的溶液予以照射就会发生这个转化,这是一种在制药和食品工业中生产维生素D的方法。在我们的皮肤中可以产生一个类似的过程。它也只能在紫外线的协助下进行。这也是日光有益于人类的一个方面。虽在欧美的近代食

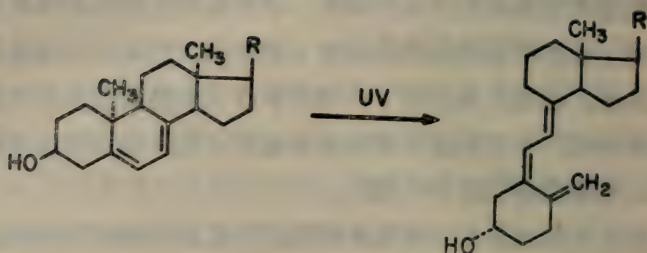


图79 借紫外线之助从一种前体转化为维生素D (右)。其中的“尾部”R具有一 C_8H_{17} 的成分。但随着确切结构的不同，此图表示出或者从麦角甾醇（存在于象酵母一类的植物中）转化为维生素 D_2 ，或者从脱氢胆甾醇转化为维生素 D_3 。后一种反应发生在人类的皮肤中，但“维生素 D_3 ”这个术语值得商榷，因为“维生素”一词通常留给那些不在体内生成的物质用的

物中都含有足量的预制维生素D，但仍然是一个到沙滩上去晒太阳的借口。有些食物，例如牛奶和人造黄油，都加有人造维生素D以提高其营养价值。由于牛奶含有天然的麦角甾醇，所以有一个时期简单地认为把牛奶用紫外线照射过就行了。可是后来发现这样做会把牛奶中其它有营养价值的成份给破坏掉，所以现已不用此法。

北欧人的肤色比南欧人浅，南欧人的肤色又比非洲人浅。这方面的差异主要是由遗传因子决定的。不妨说在南方肤色较深，可能是对强烈日光的一种适应，是对抗日光的有害效应的一种保护措施。可是，因为人类起源于非洲，因此更加合理一点的说法是，把皮肤颜色变浅作为一种对日光照射不足的适应，在食物中加维生素是近代人类的发明，住在

北欧的人已经传了千百个世代一直靠那些麦角甾醇很丰富但维生素D很贫乏的食物过活，过得也很好。麦角甾醇在色素少的皮肤中的转化所需的光可能比在色素多的皮肤中所需者少。在各色人种杂居的美国，发现在黑人儿童中的佝偻病患者要比白人中的多。当然，其原因除了色素含量不同外，还有社会环境和饮食条件等因素。在北欧比起非洲来，阳光不足的影响还因天气寒冷而加重，因为寒冷的气候使人们穿更多的衣服把身体的大部分都遮了起来，从而接触阳光更少。在克什米尔和阿拉伯，在妇女中的佝偻病患者远比男人多。在克什米尔，原因在于妇女有足不出户的风俗；而在阿拉伯，原因在于妇女出门必须把全身裹住，只露出一双眼睛。

当太阳靠近地平线时，其紫外线的比例要比日中时的低。因此，越靠近两极，紫外线的平均比例也就越低。那么，住在北极圈内几乎有半年都在黑暗中生活的爱斯基摩人又是怎样适应的呢？他们在浮冰上穿着只露出鼻尖的皮肤进行游猎。按照以上的理论，他们似乎理应一点黑色素也没有才对，但事实并非如此。不过，他们的情况比较特殊。因为他们的食物主要是海生动物，这些动物都含非常丰富的维生素D。因此就不需要在他们的皮肤里生产更多的维生素D了。

在讲了不少人类的维生素D问题之后，再简短地考虑一下动物的情况。鸟类也都需要维生素D，而且也不能靠自身产生。此外，它们的身体几乎全都由羽毛覆盖，几乎没有光线可以透进到皮肤的活细胞中去。最后，许多种鸟都以单调的食物为生，缺少维生素D。试问它们怎样处置这种景况的

呢？

鸟类似乎在没有事干的时候，老用鸟喙梳理羽毛。这项维护工作很是重要。就好象一架飞机在历次飞行之间必须由机械师进行检查和维修一样。鸟类除了整理好羽毛，并把每根羽毛之间的羽钩钩好以外，还把从理羽腺（理羽腺位于尾部的上方，隐藏在控制尾羽的肌肉中间）分泌出来的油脂涂在羽毛上，使羽毛整齐光滑而且不透水。对各种水禽来说，羽毛不透水是攸关生死的大事，但这对其它鸟类也很重要。从理羽腺中分泌出来的油脂内含有麦角甾醇。在油脂涂在羽毛上后，就因日光的照晒而使麦角甾醇转化成为维生素D。到这头鸟再次用喙梳理它的羽毛时，含有维生素D的油脂就被咽下了。因此这架小小的“飞机”（其驾驶员、领航员、机械士、连同飞机都是这只鸟）在各次飞行之间进行检查维修时涂上的润滑油，并不象看起来那样没有用。

佝偻病并不是光照所能对抗的唯一一种疾病。丹麦一位获得诺贝尔奖金的奋森（N. R. Finsen）医生在1903年中发现了皮肤结核可以用日光或电弧光予以治疗。最为众所周知的皮肤结核病称为真狼疮，这种病侵袭鼻子和嘴唇，最后甚至把这些部位完全吞噬掉。在奋森的发现之前此病是无药可治的。现在当然还有别的医治结核病的方法。奋森相信，光线杀死了在皮肤里的细菌而使结核病得以治愈。这似乎并不一定正确，它起作用的真相究竟如何，还没有完全弄明白。

牛皮癣也是一种皮肤病，这种顽癣往往可以通过对患病的皮肤区域予以光照（最好是日光浴）而得到缓解。此病的

起因未晓，日光对它所起的作用的模式也没有什 么 话 好 说的。从一种具伞形花序的植物 *Ammimajus* 的提取物对治 疗 牛皮癣也有良好的效验。

8 光在地球上生命的起源 和进化中的作用

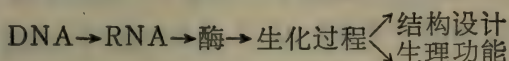
核酸和短波紫外线辐射

到此为止，本书所讲题目大都限于光的“可见区”范围之内的光生物现象，也就是与波长约为380—750毫微米之间的辐射有关的现象。有时候也多少超出了这个范围。细菌的光合作用即使在长达900毫微米的红外线辐射下也有所发生（有少数的例子甚至还要长）。昆虫的视力进入到近紫外区中，而波长略为短一点的光对日炙最为有效。我们现在再进一步深入到紫外区中去考虑那些波长在200—300毫微米之间的辐射的效应。

这类辐射对活细胞的最重要的效应就是它所引起的核酸分子的变化。还有许多重要的物质，例如蛋白质，也受这类高能光子的影响。

核酸是形成基因的遗传物质，它们从上一代传到下一代地世代相传下去。它是“遗传密码”的携带者。更确切地说，基因是铭记在一种叫做脱氧核糖核酸（DNA）的核酸上的。此外还有一种称为核糖核酸（RNA）的核酸，它是按照DNA的“模版”或“蓝图”而合成的。RNA的结构转而又决定酶

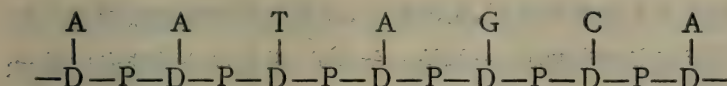
和其它各种蛋白质的结构，从而决定它们的性质与功能，并且以这样的方法控制细胞的各种过程。其间的因果关系不妨总结如下式：



当一个细胞行将分裂时，那些DNA分子先从每个旧的分子按照其模版复制出一个完全同样的新分子来。通过这种方式，使得在同一个生物体内不同的体细胞都含有相同的DNA。在有性生殖的子体中有一半光景的DNA来自父体，另有一半光景的DNA来自母体。一代代遗传下去的物质只有DNA。子代通过DNA的遗传间接地也遗传了各种RNA型、酶型、生化过程、外貌直到各种反应的方式。

那么在不同的DNA分子之间有什么差异呢？一个分子怎能起着各种性状的遗传作用呢？在解答这两个问题之前，让我们先看一下DNA分子结构的基本原理。

一个DNA分子的形状象一条长而髹绕的链条。它的每个“环节”或单元称为核苷酸。每个核苷酸含有糖基（一种称为脱氧核糖的特殊种类的糖）、磷酸基以及腺嘌呤、鸟嘌呤、胸腺嘧啶或胞嘧啶。后四种为碱基，为简化起见，分别记为A，G，T和C。如把糖基（脱氧核糖）记为D，磷酸基记为P，则一个DNA分子有如下模样的简化示意式：

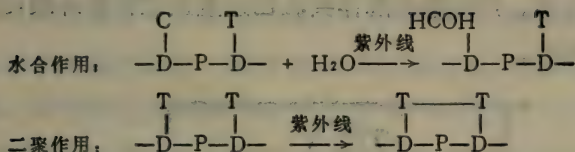


这个分子向两头还要延伸开去很长。一个完全的DNA分子所含的核苷酸数以千万计。每个分子都有一种独特的序列。也正是这种一个接一个的碱基序列,组成了“遗传密码”。不妨把它说成是只由四个字母A,G,T,C所写成的一种语言。使用26个字母以一定的次序写,可以写得出任何不同的信息。

(这本书原文所用的字母跟《大英百科全书》所用的字母完全相同。所不同的只不过是字母的次序而已)。自然界也以同样的方式来传递其“语言”信息,去“告诉”细胞和整个生物体怎样构造和怎样发挥其功能。但自然界的成就远比人类的大。因为从遗传密码看来,所有生物都只采用一种全都通用的语言,不论在人体中,在一株大豆中,还是在一个细菌中,全都用它。在一个人体细胞中的DNA信息大约含有十亿个“字母”。

DNA分子异常稳定。也正是这个原因,使遗传密码得以代代相传而不走样。可是有时候也确实会发生变化(发生一个突变),使基因发生改变。引起这种变化的原因不一。由于偶然性的缘故有可能偶而有大量的热能集中在DNA分子的某一节段上,从而导致化学转化。还有从太空飞来的宇宙线中的和发自地球上放射性物质的高能粒子都有可能击中一个DNA分子,打断它或者变更它。紫外线辐射也可能导致DNA分子的化学变化,从而引起突变。紫外线作为一种诱变的因素现在已不太重要,但在生物史的初期它可能很重要,这在下文中就要讲到。在核酸中,因紫外线的照射而引起的化学变化主要有两种。一种是水合作用(添加水分子进去),另一种是二聚作用(使碱基成对地偶联)。这两种类型的反应可

以借以下两个化学式表达：



不论哪种变化一经发生，就好像是个“污迹”，它使遗传密码部分地“难以阅读”从而产生“错的”RNA和“错的”酶。从它所合成的新的DNA分子也就不完全与旧的相同。这样就使一个基因起了变化或突变。这类突变在绝大多数情况下是无益的，甚至导使携带这种基因的细胞死亡。但也有极少数的突变使此基因变得对带它的细胞或生物体反而有益。要是这种突变发生在能产生一个新生生物体的细胞之中，这个生物体（也许可能只是它的后裔）就有可能比它的同类略占优势。这个突变基因于是有可能在生存竞争中逐渐取得胜利而得以保存下去。这样，就在一个漫长的进化过程中走了一小步，无数小步的累积，使这个过程从简单的单细胞生物进化到开花植物、蜜蜂和人类。而且就在我们的眼前还在不断地进化着。突变虽然在绝大多数的实例中对个体不利，但对于进化过程来说，却是必不可少的。

紫外线辐射有在核酸中引起变化的能力，用在杀死细菌和其它微生物的工作中。有效的杀菌（或消毒）辐射刚好就是那种被核酸有效地予以吸收的紫外线部分，这从杀菌的作

用光谱和核酸的吸收光谱之间的比较，就能清楚地看出来（图80）。某些生物的作用光谱还表明蛋白质也有被紫外线破坏掉的可能。用纯净的酶作实验已经直接证明紫外线可以停止酶的活性。

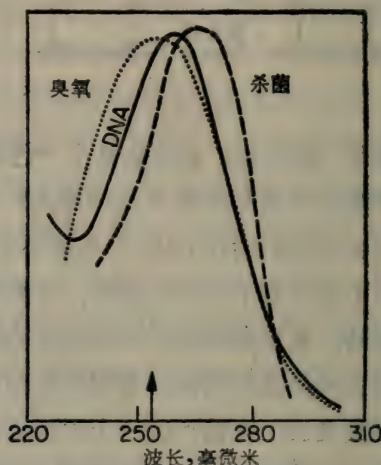
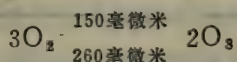


图80 臭氧和DNA（脱氧核糖核酸）的吸收光谱和用紫外线杀菌的作用光谱。作用光谱与DNA的光谱相比，多少朝长波的方向移过去一点，这可能是因为最大吸收作用在280毫微米处的细菌蛋白质也遭到严重破坏之故。臭氧的吸收光谱与DNA的相一致，因此它对核酸有保护作用。箭头所指之处为杀菌（消毒）灯所发射的紫外线的波长，253.7毫微米

杀菌紫外线是用一种特制的充满汞蒸气的灯发射的。从这种灯发射的光子几乎全都有相同的波长，即253.7毫微米，它接近于理想的波长（图80），杀菌灯在实验室和医院中作消毒之用。由于这种辐射对人体也有危害（特别对眼睛有害），所以不可在对人员没有保护措施屋子里使用这种灯。

太阳发射出相当大量的紫外线。它们要是未经衰减，直接照射在生物体上时，任何生物都立刻完蛋。幸运的是它在大气上层就被一种称为臭氧的气体挡住了。臭氧似乎是保护核酸最理想的物质，因为这两种物质有极其相似的吸收光谱，都在靠近260毫微米处有特别强烈的吸收作用(图80)，所以臭氧刚好就挡掉了那部分本来会由核酸所吸收的辐射。臭氧(O_3)是由日光中波长还要短一些的紫外线把普通的氧气(O_2)转化而成的。在这两种分子之间的平衡化学式为：



对陆栖生物能够继续生存如此重要的臭氧的量却极其微小。如强使大气中所含的全部臭氧都下降到地面上形成一薄层的话，它只有5毫米厚。然而，氧气、臭氧连同在大气中的其它分子一道，使日光中凡是波长短于300毫微米的紫外线都透不过大气层，因此也不能到达地面(见图78和85)。

一般认为大气中所有的氧气全都是由植物的光合作用生成的。当地球上开始有生命时，大气上层必然缺少臭氧层，因此那时候紫外线对地球表面的撞击必然非常猛烈。所以几乎可以肯定：最初的生命必然是在水里生活并且在水里进化的，而且不会太靠近水面。一层十米厚的水就足以象目前的臭氧层似的起着同样的保护作用。

奇怪的是紫外线的破坏作用，却往往被波长较长的紫外线或可见光的同时或随后照射所抵消。这种效应，称为光致复活作用，不但已在微生物中发现，而且在较高等的动、植

物中也有所发现。在某些实例中，即使已接受到致死剂量的紫外线照射的细胞，在一定时期内再用可见光照射仍可使之存活（图81）。

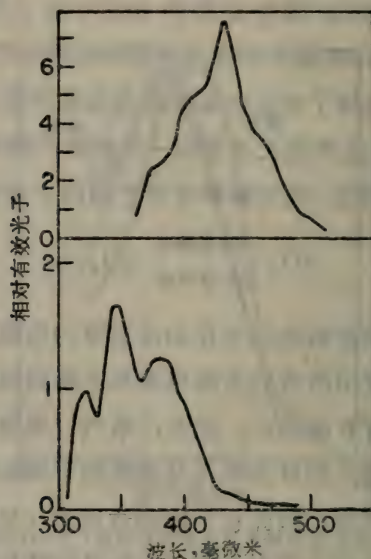


图81 在两种微生物中紫外线损伤的光致复活作用的作用光谱。这两种微生物为链霉菌 *Streptomyces griseus* (上图) 和大肠杆菌 *Escherichia coli* (下图)。根据凯尔纳 (A. Kelner), *J. Gen. Physiol.* 34, 835, 1951 和贾格尔 (J. Jagger) 和拉达杰 (R. Latarjet), *Ann. Inst. Pasteur*, 91, 858, 1956 的数据

如前所述，紫外线可以引起不同类型的损伤，因而也有好几种类型的光致复活作用。最重要的一种光致复活作用是由一种能够解开由紫外线所形成的胸腺嘧啶碱基对的酶为媒介的。这种酶为什么必须在光照之下才起作用还不知其详

细。

有时候，很难弄清楚光致复活作用在自然条件下究竟起着什么样的生物学作用。在实验室中已经证实甚至取自只在夜间活动的动物内脏里的细胞，也能发生光致复活作用。这些细胞在正常情况下很难见到光，更少接触紫外线。也许光致复活作用是一件古董，它从远祖在原始海洋上层中暴露在强烈的辐射之下产生出来之后，就一直遗传到现在。科学家们被下面一桩事实弄得很惊讶：那就是唯一没有光致复活作用能力的生物类群却是人类和各种真正的哺乳动物（不包括有袋目和单孔目动物如袋鼠和鸭嘴兽等，它们也的确表现出有光致复活作用）。真哺乳动物把它们的胎儿放在母体的深处给以最良好的保护。因此有人就推测光致复活作用可能对胚胎期最为重要，那时的动物小到足以让光线穿透身体的所有部位。也可能在自然条件下，光致复活机制主要是修复那些由紫外线以外的因素，例如，宇宙线或在生物体本身内部的钾所放出的天然放射性等所引起的损伤。最近有人报道说，在特殊的条件下，即使在人体和哺乳动物的细胞中也有发生光致复活作用的可能。

生 命 的 起 源

生命是什么？它究竟起源于地球还是来自别处？如果生命是从我们这个星球开始的，那么它究竟是怎样发生的？这几个问题都很古老，可能与人类自己同样古老。

长时期以来，大家一直认为象人和郁金香一类较大的生物体都是从其它同样的生物衍生出来的，但是象苍蝇、蠕虫和霉一类的生物可能是自发地从不同类型的粪土或废物化生出来的。直到只不过一百年以前，才由巴斯德(L. Pasteur)证明了要是没有其它已经存在的同样生物体，甚至连细菌和其它微生物都不能够存在，也就是说，它们不可能自然发生。不消说，巴斯德的研究成果以前所未有的明确性在生命与非生命的概念之间划了一道界线。

在另一门科学即化学中，却朝另一个方向发展。早期曾认为生命物质是由一些特殊的化学物质所组成的，这些物质只能在“生命力”的作用下，由活的生物体并且在活的生物体内产生。在有机化学与无机化学之间划了一道明确的界线。但自1828年维勒(F. Wöhler)从一种被视为无机的化合物(氰化铵)合成出一种有机化合物(尿素)之后，这条界线就开始湮没。在这方面后来继续取得进展。近年来，已成功地合成出如叶绿素等典型的“生命分子”，并向核酸及蛋白质合成方面进展(事实上一些较简单的蛋白质已能人工合成)。

即使不看其化学组成，大家也相信生命物质是非常特殊的。从来不曾想过它们跟世界上所有其它物质一样，也服从同样的自然规律。即使在关于“生命力”的高论已经停息下来之后很久，这个字眼的意义依然保留。在要叫人认识到热力学第二定律，即无秩序不断增加的定律，也应该适用于有生命的生物体时，曾经遇到了特别大的困难。一个有生命的生物能够生长发育并能在它自己的影响下，按照它的

特殊模式使越来越多的物质组织起来。生命物质的总量必然在地球的历史中逐渐地增多，生物体也进化成越来越完善的有机组织。在一个多细胞生物体中，各种特定类型的细胞都位于特定的部位，它远比单细胞生物的“什锦汤”更有秩序。试问这样一种进化模式怎能与一个说明宇宙的无秩序不能减少的定律相符合呢？如同我试图在第一章里对此加以澄清过的那样，对这个表面上看来似乎有矛盾的问题，除了假设对生命物质有特殊性的自然定律外，最好还是采用另一种办法，那就是物质的无秩序当流经它的能量的无秩序有所增加时，是可以减少的。这种因物质转化成为有生命的生物体而在无秩序上的减少量，要大于与从日光转化为地球辐射相联系的无秩序的增加量（图4）。

因此，现代的看法是在生物体中的物质与一般物质一样服从相同的定律。生命过程是在构成物质的带电粒子之间的各种力的作用下进行的。推想这些力遵从相当简单的定律、生命的奇迹并不存在于这样的粒子与力之中，而是在于它们组合的方式之中。如同一位著名的生物学家所曾指出过的：“人体中的个别原子和所有其它原子一样没有生命，然而它们的组合就能写诗篇、谈爱情，还有关于它本身和宇宙起源的看法。”

瑞典的化学家阿列纽斯（S. Arrhenius）赞成生命不起源于地球的假说。这个假说认为至少有一个生物体在很久以前从太空到达地球，繁殖并进化成为今天的植物群和动物群。使这个生物体飞渡太空的力也许就是光。光确实能对吸

收它的物体施加一种微弱的力。这个力委实极其微小，它等于所吸收的辐射功率除以光速，而光速是个极大的数值。阿列纽斯的假说已被证明是立不住脚的。除了光压过于微小和其它原因（例如在太空中的杀菌辐射）外，它并没有解决生命起源这个问题，它只不过把这个问题推到太空中去罢了。近代的科学家们认为去解释生命在一些遥远的而且对它们全无所知的行星上的起源并不比解释生命在地球上的起源来得容易。因此，他们就集中注意力于地球的表面，但这并不排除他们渴望着在陨石中或者到附近的天体上去寻找任何生命的迹象，或者搜寻从太空中其它文明社会所发出来的无线电信号或光信号。

在一个生物体中所存在的各种化合物多数是非常复杂的，而且也是很不稳定的。在这个物体死亡后，它就“返回到生出它来的尘土中去”。取自动物界和植物界的食物必须在低温下贮藏或者用特殊的方法加以处理，否则它们就会腐烂。并且即使对它们妥善保存，也只能储藏一段有限的时间。所以，组成动、植物的物质似乎都有归于腐败的内在趋向。

因此，起初以为那些对有生命的生物来说是典型的复杂得很的化合物，不可能通过一次幸运的机会，从随机运动着的原子自发地产生出来。确实，象叶绿素那样复杂的化合物，也可以在有生命的生物体之外在实验室中合成。但那是一个非常复杂的过程，要通过许多步骤才能完成。而且每个步骤都必须有人严格地予以监督和控制，否则所产生的物质就不会是叶绿素。所以，在自然界中的叶绿素分子，也只能

在来自活的生物体的有秩序的影响下装配而成，决不能够自然发生。

可是，现在的陆地表面有两种特殊的性质，它们加深了我们对有机分子的不稳定性的印象。其中之一就是在大气中有氧气存在。氧气对许多有机物有强烈的亲和力，老有破坏它们的趋势。如要把食物在冷藏库中贮藏相当长的时间，最好把它们密封，不让空气进去。有机物质的很不稳定的另一个主要原因是在我们周围的世界中，存在着难以数计的贪吃者，它们主要是细菌。大家都知道只消把细菌杀死（消毒），食物就可以保存较长的时间。或者加入防腐剂以降低它们的代谢速率也行。

看来很可能在生命起源之前，有机分子遭到破坏的危险要比现在的低得多。当然，那时候还没有什么细菌、霉菌或任何其它东西可以吃掉和消化掉它们。而且如同上文讲过的，大气在因光合作用而含有丰富的氧之前，可能也不含太多的分子氧气。最为可能的情况是，那时候的空气和水含有大量的还原性物质，它们很快地把可能从水和一些矿物质通过光化学反应而分解出来的少量氧气消耗掉。

还没有一个大家能一致接受的概念，说明在发生生物之前，已经进行着的化学演化中（大约在40亿年以前）地球上的大气成分究竟是怎样的。推测起来，一开始很可能有大量的氢和氦。这两种物质占整个宇宙总物质的99.8%。由于它们的分子量很低，而且那时候地球的温度也比现在高，所以氢气就迅速地“蒸发”到太空中去，紧接着就是氦气。

剩下来的“原始大气”据推测主要由水蒸气、甲烷、氨和逐渐增多的二氧化碳所组成。

在本世纪五十年代科学家们开始用实验研究在这样的“原始大气”中,究竟会发生哪些种类型的化学反应,以及由于原子的重新安排,又会产生哪些种新的类型的分子。为了发生反应,必须有能量加入。因此有必要先研究一下,对早期地球表面上的化学反应来说,可能有重要性的各种类型的能量作出估计:

| | |
|---------------------------------|-----------------------|
| 具有波长不到 200 毫微米的太阳紫外线辐射 | 1.2W/cm ² |
| 40 亿年前的放射性 | 0.9W/cm ² |
| (现在的放射性为 0.1W/cm ²) | |
| 火山活动 | 0.01W/cm ² |
| 放电 (雷雨时) | 0.01W/cm ² |
| 陨石 | 0.01W/cm ² |

其中放射性一项是以放射性钾为准核计的,它在整个进化历程中,在天然放射性物质中最占优势。它只有极小一部分有影响地球表面和大气的可能。在这几种不同类型的能源中,紫外线辐射从量上看来,无可争议地是老大。当然也不能由此而下结论说其它几种就没有什么重要性了。它们也许有启动一些反应的能力,而这些反应根本不是紫外线所能影响的。接着就用所有各种类型的能量做了许多实验。陨石的实验不好做,就用其它方法模拟由它们所造成的瞬时高温高压。

第一批这种类型的实验已经产生了惊人的成果:在合宜的能源影响下,从简单的气体混合物形成了许多种有机物质。虽然所产生的数量确实也很微小,但是实验只不过进行

了一星期左右的时间，而不是一两百万年之久。更加令人惊讶的事实是，以这种方式所产生的物质恰恰就是典型的生命物质：氨基酸类和简单的脂肪酸类、糖类以及存在于核酸中的几种含氮碱基。后来用相似的方法合成的其它化合物，还包括简单的肽类（也就是蛋白质的发端物质）、ATP、核苷酸

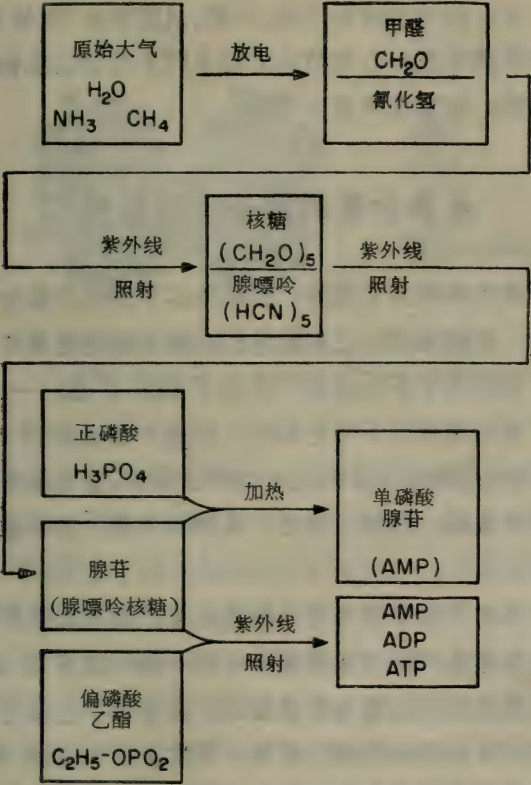


图82 在类似地球表面上生命刚开始时根据推测所应有的条件下已证明可以发生的几种反应举例

类和卟啉类的物质。在后面一批实验中，合成反应是通过好几个步骤完成的，其中对实验条件作了某些修改。在许多实验中，氰化氢似乎是一种重要的中间产物。图82示出几个已由实验证明了的反应途径的例子。

这些实验结果，无疑使我们对生命在我们这个行星上的出现多少比从前更为理解了些。可是，从实验室“原始大气”所获得的物质确实在一个重要的方面不同于目前在生物体中所存在的物质。这放在下章中再讲。

生物物质的分子不对称性

除了最简单的分子而外，在生物体中的大多数分子都是不对称的，也就是说，它们跟它们在镜子里的虚像不相同。一个不对称的分子不妨比做一只右手戴的手套。一只右手套在镜子里的虚像并不与它相同，跟这个虚像相同的是只左手套。具有不对称分子的化合物例子很多，诸如糖类和氨基酸类中的大多数、淀粉、纤维、各种蛋白质、各种核酸和叶绿素等等。

关于不对称分子有桩令人惊奇的事，是在自然界中出现的通常只不过是两种可能的分子中的一种，就好象走进一家商店发现里面只出售右手套似的。在上节中已描述过核酸分子是由许多核苷酸组成的长链。事实上这条链还不是直的，而是盘绕成一条右旋的螺旋（图83），即与一只普通螺丝钉的螺旋方向相同（读者如见过拔瓶塞用的开塞钻，它与

核酸分子也有相同的盘旋方向)。不论核酸分子在哪里出现，不论在病毒里、细菌里、植物里、动物里以至人体里的，全都向右旋，从来没有向左旋的。从生物体产生的其它分子，也有右旋和左旋都有的例子。例如当牛奶变酸时，由细菌所产生的乳酸属于一种型式，但在我们肌肉里由于做工所产生的

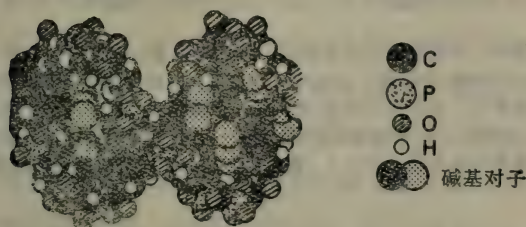


图83 DNA双螺旋分子模型（只画出这类分子的极短一段）
引自斯旺森 (C.P.Swanson)： “The Cell” 1960

乳酸属于另一种型式（图84）。这只能理解为一个生物体或者一个细胞如果认定不对称分子的两种型式中的一种，则对它有利（即适宜于减少无次序的产生）。这样的话，为一定的代谢率所需的酶分子必然要少些。要是被代谢的分子既有右旋的又有左旋的话，那么就需有两种型式的酶才行。

分子的不对称性反映在遗传上、解剖上和功能上的不对称。我们的外部虽然是相当象镜子里的像般左右对称的，但内脏却在位置上和形状上相当不对称。在许多其它生物中，如螺、蜗牛、葵花和比目鱼等，则遗传型的不对称性更为明

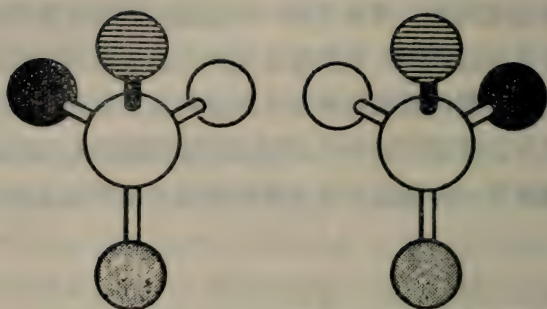


图84 两种乳酸的分子模型，彼此呈镜像。把其中的一个不论怎样地转动也不会跟另一个吻合。两模型的中间圆球代表碳原子，其它四个球分别代表一个氢原子（H）、一个羟基（OH）、一个羧基（COOH）和一个甲基（CH₃）。如把羟基代之以氨基（NH₂），就得出右旋的和左旋的两种丙氨酸

显。

要是有一人突然变为象他在镜子里的像一样的人，也就是把身上的分子都变成了镜像分子，那么他一定会饿死。这个镜像人无法利用在食物中的碳水化合物和蛋白质，因为他缺乏适配的酶。这项原理早已被巴斯德所观察到。他发现一种生活在既含右旋又含左旋的酒石酸中的霉菌只能消化其中一种型式的分子。《阿丽思漫游奇境记》一书的作者卡罗尔（L. Carroll）在他的著名故事中叙述了这一真理，他写阿丽思在一面穿衣镜面前思索了一会儿，走到了镜子后面的地方，说道：“小猫咪，你喜欢住在这所镜子房子里吗？我不知道他们会不会给你牛奶喝？或许镜子牛奶不大好喝。”

绿色植物的情况就不一样，它们大多数在食谱中不需要有机化合物，只需要对称性的化合物：水、二氧化碳和无机

盐。要是有那么一株“镜像植物”的话，它会象普通植物一样地去同化它所需的物质。但是它不会受传染性疾病或蚜虫之害，但对牛羊也无用。显然，象这样一类镜像植物，照理说在生存竞争中有许多有利之处。但是它不能进行有性生殖，因为在它的四周没有适宜的配偶。尽管如此，有许多植物靠无性生殖和自花授粉也生存得不差。这样，因“镜像化”而产生的有利之处，很可能超越了因无性繁殖而招致的不利之处。那么试问为什么从来没有发现过这样一株植物呢？如果设想会有一株譬如说“镜像小麦”突然出现，那是荒谬的，因为一株小麦是如此复杂。基因都编码在完全不对称的核酸分子里，如果要求这样一个分子里的每个原子都按步就班地突然变动它们的位置，确实很难设想。即使有那么一个分子这样做了，也成不了大事。因为这个分子所在细胞的其它方面，都已适应于右旋的核酸。并且那个为幼苗之需而贮存营养的种子胚乳也只有右旋的淀粉可以供应。但是我们如一直追溯过去的远祖，那么终于会归源到非常简单的生物体或“原生物体”上。如能作以下的思考，也许比较合理：在生命发源之初的阶段里，某些关键分子的交换，的确会产生出一个有功能性的镜像生物体来。如果这样一种生物果真产生过，而且在竞争的行列之中是幸运的，那么，在今天的植物界中应该有它们的后裔。然而，事实上并没有发现过任何镜像植物。

当在普通的化学反应中，从对称的分子形成不对称分子时（不对称的催化剂为媒介），就会产生等量的右旋型和左

旋型的分子。在用紫外线、放电等作用于“原始大气”的实验中,总是产生出等量的右旋的和左旋的氨基酸分子。那么试问对于有显著的分子不对称性的生命,又怎能通过各种已知的自然定律的作用去解释其起源呢?有人开玩笑说:这就好象上帝惯使右手似的,他采用了右旋的螺丝钉(DNA双螺旋分子)创造出人和所有其它生物来。

有的科学家相信分子不对称的单一性,是由于所有的生命有共同的祖先所致。我们与蚱蜢、水母和毛茛之间的关系不但是为象螺丝钉和钉子之间的或者麻将和扑克牌之间的比喻关系,而是象我们跟自己的堂叔伯或表兄弟之间似的真正的生物亲缘关系,只是亲缘关系不那么近罢了。分子不对称性究竟是不是由于在生物进化期之前的化学进化期中偶然发生的事件所引起的呢?在此期中可能已经发生了某些不对称性的化学过程,从它们产生出一种不对称的产物催化这一过程使它发生得甚至更快些。说不定就是以这种方式,使得一种型式的不对称化合物远在第一个细胞问世之前,早就对它的镜像型孪生小兄弟取得了压倒的优势。于是一种化合物的不对称性通过各式各样的过程,传递给其它各种化合物。

如果这就是生物分子不对称性发生的原因,那么,它在地球上的发生纯属偶然的机遇所致。根据这个观点,在其它行星上的生物体中,如果有这类生物存在的话,也可能只含左旋的核酸而没有右旋的。不妨附带提一下,在最近从一块陨石中发现的多种氨基酸中,所含右旋型的和左旋型的各占一半。因此不能认为这些分子是生命的残余,但是它们可

能已经通过类似于使地球上出现生命的一些过程而化合在一起了。

除了以上的解释外，还有没有其它可能的解释呢？试看另一种可能性如下：两种型式的不对称化合物不难借它们对偏振光的影响予以区别。偏振光有两类：面振和圆振。例如糖或核酸的溶液能使通过它们的面振光的偏振面旋转一个角度。一类分子使之右旋，对应的另一类“镜像分子”则使之左旋。至于圆振，只消把它看成是光线的一种螺旋形结构，或者看成为光子的绕转前进。如在一光束中有等数的顺时针和逆时针方向的绕转前进的光子，这股光束就不是圆振的，但它仍然可能是面振的。

这样看来，圆振是光线的不对称性的一种型式。不难想象，在光化学反应中，使用圆振光可能造成具有不对称分子的反应生成物并且不是略微偏向于右旋分子就是偏向于左旋分子。这是否有可能关系到生命物质的不对称性呢？会不会在生命的机器中第一个不对称分子是在圆振光或者其它种类的偏振辐射的作用下合成的呢？这种想法在上一个世纪中就已有人想到过，从而想尽办法去解释在自然界中，怎么会形成圆振光的。已经证明地球的磁场与折射和反射相结合，可以稍微引起偏振效应。可是这想法已被大家所抛弃，因为真正的日光的圆振是微不足道的，而且即使完全的偏振也只能对光化学反应的生成物引起微小的不对称性。

经过过去二十年在物理学方面的研究，整个问题已发展到另一种状态。直到1956年为止，物理学家们还一直以为自然

界的基本定律都是有对称性的。似乎不言而喻，在物理现实中的左和右之间，除了几何上的差别外，并没有什么其它的差别，两种概念以互为镜像而相提并论。确实也有个奇异的物质不对称性已经知道了好些时候了，即所有的原子都含有正核和负电子。可是也有可能在太空中其它的星系中存在着“反物质”，含有负核和正电子。据信在这类星系中的物理和化学过程，其方式都跟我们所熟悉的自己世界里的相类似。这种概念不妨称之为“电荷共轭下的不变性定理”或“C镜”。

按照二十年以前所流传的观点，如果一个宇宙是我们熟知的这个宇宙的完全镜像，那么，它会以象我们这个宇宙同样的方式运转。这称为“宇宙对称守恒定理”或“P镜”。这里所说的两条定理，在那时候，就象能量守恒定律那样颠扑不破似的。大家信赖它，作为各项进一步的理论的牢固基础。

在1956年由物理学家杨振宁、李政道预言并由吴健雄所作出的实验结果，使这个基础发生了动摇，到了年终时已经很清楚，宇宙对称守恒定理是不正确的。换句话说，在自然界左与右是绝对不同的。

对那些从直觉上相信在他们周围表观上花花世界的背后，存在着基本的简单性并且相信自然界的各种现象最终都可以通过逻辑和数学的关系予以解释的科学家们来说，宇宙对称守恒定理的否定犹如晴天霹雳。不论是欧几里得几何学或者任何其它后来发明的几何学都无法在左和右之间加以区

别。即使不论提出一个什么样的不对称公理，另一个逻辑系统也同样可以用“镜子公理”构造出来。虽曾试图以各种方法去解释这项实验的结果，似乎都不可能返回到那个由直觉所要求的基本对称性上去。有一位物理学家威格纳 (E. P. Wigner) 在1965年写道：“如果这些渠道都不能让我们摆脱困境的话，我们只能承认有两个绝对相等的简单自然定律是可以相信的，可是自然界不知怎的只是极其任意地从中选了一个。”

宇宙对称守恒定理的无效性是很明显的。例如从放射性元素射出的 β 射线纯是偏振的。这种 β 粒子偏向于某一种旋转的方向而前进。因而使这种辐射具有象螺旋一样的不对称性。当 β 粒子受物质的阻尼而放慢其速度时，就会发射光子（主要是 γ 光子，它可以通过各种过程转变为紫外线或可见光）。这样所产生的光子辐射都是圆振的。如上所述，这类圆振的辐射就有可能通过光化学反应而导致生成物分子的不对称性。虽然在这个领域中的实验结果还仍然没有肯定，可是也为生命分子不对称性的起源提供了一个值得考虑的可能性。

9 人 造 光

人 工 光 源

大家最熟悉的一种灯就是白炽灯。它的生产规格有各种各样的大小、额定功率和额定电压。事实上目前所有的白炽灯丝几乎都用金属钨制成。钨是一种熔点很高的金属。必须把它装在一只玻璃或石英制的泡壳中使之与空气隔绝，在泡壳内或是真空（对额定功率低的小灯泡最合适），或者充以某种惰性气体（氮、氩、氙或它们的混合物）。为了获取高比例的可见光（与红外线辐射相比），灯丝的温度越高越好。可是温度如太高，钨就蒸发，使泡壳变黑，同时灯丝在某一部位变细，太细的地方就断掉。可以在惰性气体中加进碘蒸气防止钨从灯丝挥发到泡壳上去，只消使泡壳保持足够高的温度就行。结果就发明了石英碘钨灯（泡壳必须用石英制，才能经得住高温）。由于在这种灯中的灯丝温度可使之比常用的白炽灯高，所以可见光的比例，特别是蓝光的比例也就比较高。可是仍旧使大部分的能量变成为红外光子而辐射掉了。虽然用白炽灯把电能转变为光能的效率并不高，但它们有其它的优点，如价廉、耐用、所需的电压比其它灯低以及不需辅助线路等。因此，在能源成本不太大的地方，白炽灯

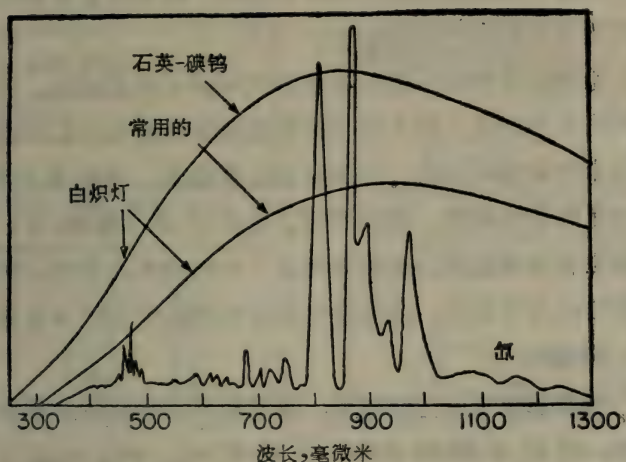


图85 两种类型的白炽灯（常用的钨丝灯和石英碘钨灯）和弧氙灯的发射光谱

仍然有其市场。特别在住宅照明和其它如车灯、袖珍灯和小型放映机中采用。

在信号和显示系统中和在科学测试技术中有许多用途的几种发光器件还有：辉光灯、电致发光板、发光二极管和激光等。由于它们（至少在目前）还不能作为照明之用，这里就不再讨论了。

除了白炽灯外，所有其它各种为照明而设计的电灯都是以在气体中放电发光为原理的，正好象老式的碳弧灯那样，虽然目前已很少用这种碳弧灯了。在一个充以惰性气体氙气的石英泡壳中在金属电极间的氙弧发出与日光相似的强烈白

光。遗憾的是这种弧氙灯很贵,寿命也短,并且需装置复杂的辅助设备。因此只能在特殊的用途中,例如电影放映机、灯塔和科学实验中才用得起它。

有许多类型的灯是以在汞蒸气中放电为基础的。如果汞蒸气的压力很低,则大部分的电能转变为波长184.7和253.7毫微米的紫外线辐射。如泡壳由石英制成,它就透出253.7毫微米波长的辐射。这种灯可以用来杀菌(第201页)。如果泡壳用玻璃制成,其内表面涂上一层荧光化合物,则紫外线就转变为可见光;这就是大家所熟知的荧光灯(俗称日光灯)的原理。

随着汞蒸气压力的增加,短波紫外线的发射逐渐地受到抑制,出现了新的谱线,主要有365, 405, 436, 546和557—559毫微米等。如果汞蒸气的压力再增加,这些谱线就会融合成一个连续的光谱。由汞蒸气所发射的光,在所有情况下都显得非常蓝。被它们照耀的物件显示不出自然本色。为了对此予以改良,就在高压汞灯的泡壳内表面上,象荧光灯那样涂上一层荧光化合物。另一种技术是在汞蒸气中掺加钠、铟或铊(或者它们的混合物)的碘化物。结果在光谱的黄色和红色区段内产生额外的发射谱线,于是使从这类金属卤素化合物灯发出的光接近于白光。第三种可以用来平衡蓝色汞光的方法,是把一只白炽灯和一只汞灯装在一个泡壳中。这样做有个额外的优点,就是简化了电路。

除了含有汞蒸气的各式灯外,还有以钠蒸气为基础的灯也很普遍。低压钠灯发射的光几乎是单色的,即波长为589

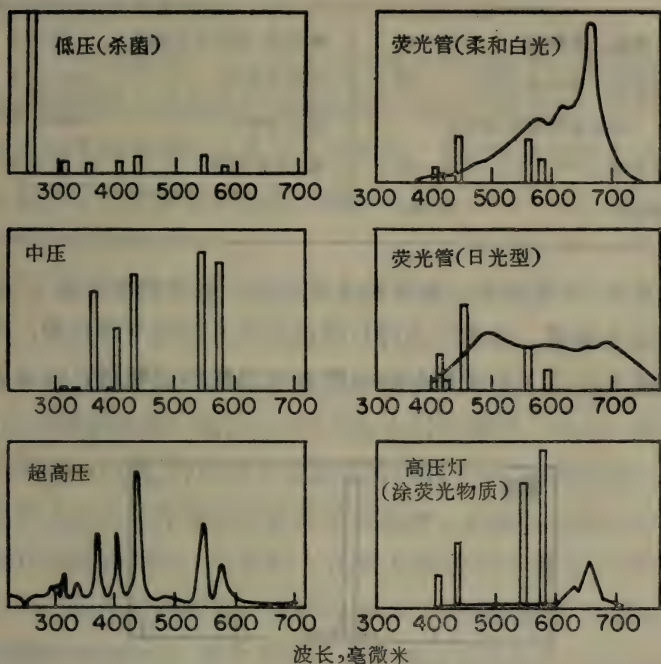


图86 各种以在汞蒸气中放电为基础的不同类型的汞灯的发射光谱

毫微米的黄光。这是一种把电能转换成为可见光能高度有效的灯。可达到每瓦175流明之高（与之相比，涂了荧光粉的汞灯只达每瓦40—75流明，金属卤素化合物灯有90流明，至于白炽灯只有10—20流明）。理论上最大的能量转变效率为每瓦680流明。要接近此值，只有把所供应的电能100%地转变

人 工 光 源 的 效 率

(每瓦电输出的光能, 单位: 流明)

| | | | |
|------------|-------|------------|---------|
| 白炽灯, 实际的 | 10—30 | 高压汞-卤素化合物灯 | 74—95 |
| 白炽灯, 理论最大值 | 53 | 低压钠弧灯 | 140—175 |
| (当钨丝接近熔点时) | | 高压钠弧灯 | 80—105 |
| 荧光灯 | 40—80 | 氦-氖激光器 | 0.012 |
| 弧氙灯 | 20—45 | | |

成为波长556毫微米的单色光才有可能。这种光对光适应的人眼最为敏感。现实的各种灯都远远达不到这个理论值, 其原因有二: (1) 大部分的电能变成热能而损耗掉; (2)

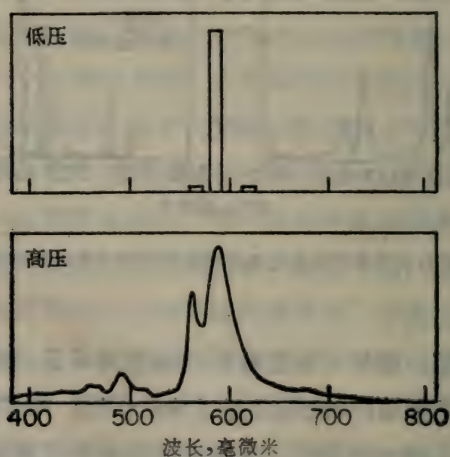


图87 两种类型的钠灯的发射光谱

大部分所发射的光都落在一些不象556毫微米光那样容易看见的波段里。必须承认低压钠灯的效率最高，因为它已达到理论最大效率的四分之一。

由于从低压钠灯发出的光几近清一色的波长，所以不能借以辨别颜色。这当然严重地限制了这类灯的用途。因此，为了达到有些目的，可采用高压钠灯，它们所发出的光比较白，相当于一个较宽的光谱（图87）。

工 作 照 明

人眼可以在一个很宽的光强范围内看东西，从直射阳光（100,000勒克司）到月光（0.2勒克司）都行。可是，其间有个最佳的范围。为获得最佳成效所需的光照，随着所做的工作是什么以及工作者的年龄等情况而变。例如当一位60岁的人需1000勒克司时，20岁的人只消100勒克司就够了。所需照明之所以随年龄而增加，是因为眼球内晶状体和其它部分的不透明度增加之故。有许多老年人因照明不够亮而不能阅读。

在另一方面，直照的阳光明亮得太过分。如在太阳下阅读用白纸印的书刊，眼睛就吃不消。在遍地皆白的雪地里，特别在高山上，日光的照耀会引起雪盲。不同的人在接受强光的能力上有很大的差异。

关于工厂的工作效率因光强而变的研究工作有大量的成果。经发现在纺织工厂中使工作达到最高效率的照明约需2000勒克司。比它暗的照明会使生产蒙受损失：1500勒克司便

使生产损失 1 % , 1000 勒克司损失 3 % , 350 勒克司损失 7 % , 150 勒克司损失 11 % 。鉴于一个工厂化在照明上的成本一般在整个生产成本中只占很小的比例, 这些数字表示出高水平的照明在工业生产中的重要性。

但是要紧的还不只是照明的水平。眼睛所记录的实际上是亮度, 也就是光强与受照物体的反射率的乘积。在视野之内的亮度如何在不丧失最佳视觉的条件下而变动, 是有一定的界限的。视野中不应有任何部分比注意力所集中的区域更为明亮。然而其四周却不可能完全黑暗。理想的周围区域的亮度为中心区域的 20—100 % 。

在瑞典学校教室中正式推荐的最低照明为在每个学生的课桌上不低于 250 勒克司, 有些专家推荐的照明为此值的两倍。最近的调查表明实际上为从 20—1000 勒克司不等, 合格的教室不到半数。另外还查明在 90 勒克司下进行笔试的成绩要比在 250 勒克司下的低 7 % 。

交 通 照 明

汽车照明提出了许多照明方面的难题。有个尚未解决的问题, 就是迎面来车的眩目灯光, 凡是夜里骑过自行车或开过汽车的人都有此感觉。汽车制造商只搞了个不彻底的解决方案, 就是在车上配备了照近的和照远的灯, 眩目的效果仍然未减。特别如来车的近灯没有调整好, 路面又不平整, 汽车前窗玻璃比较脏而又有刮痕并且你的年龄又不太小 (老年

人的晶状体的混浊度会相当程度地增加他的眩目感觉），那就更加讨厌。除此而外，把灯光放低还大大地限制了驾驶员的可见范围。

已经设想出好多种解决的方案。有的交通专家认为最好老把照远的灯开着。有的认为应增加街道上的固定路灯。统计表明街道照明所减少的车祸多达50%，可是要把所有的道路和街道都给以足够的照明就太费钱了，在住家分散的美国和北欧尤其如此。即使在人口比较密集的英国，为了节约能源，也做不到这一步。此外，在农牧区中，过多的人工亮光可能会严重地搅乱植物的自然节律（第六章）。这对那种能放出大量对光敏色素有作用的单色红光的高压钠灯来说，确实尤其如此。

有一种虽然很好但未予重视的想法，是采用面振光作车灯照明之用。为达到此目的，可以在灯上装个滤光器，使光线在一个斜的角度里（与垂线成 45° ）偏振。把车前窗玻璃或驾驶员眼镜都配有同样角度的同样滤光器。驾驶员自己车子的灯光譬如说从他自己看是在 \diagup 的方向中偏振，它会进入自己的眼中使他看得见这种光。但在他眼中所看迎面的来车的灯光却在相反的 \diagdown 方向中偏振。这种光就会被他所带的滤光眼镜滤掉而到不了他的眼睛里。这种系统还有些复杂性，就是跟在后面的车子的灯光仍旧会通过后视镜照射过来，另外步行者和骑自行车者就都要带上这种防眩的眼镜。

另一个引起争论的问题，是装在警车、救护车和救火车上发出警告信号的闪光灯。欧洲各国最近几乎全都把这类车子

的红灯改为蓝灯。为什么要引起争论呢？这是不难理解的，因为正常人对不同颜色的光的敏感程度是因人而异的。对蓝光的敏感性的变异尤其大，这既由于在视网膜上蓝色敏感的视锥细胞的数目因人而异，又由于蓝光在晶状体中无效的吸收也是因人而异之故。

为什么有的汽车的车灯采用黄光或特强的黄光（在法国甚至法定用黄光）？道理在于被尘雾所散射的光以蓝光为最甚，把蓝光除掉就可以降低汽车灯光被尘雾所散射的程度。这种特殊颜色的汽车灯光还可以把有危险性的汽车与其它的发光物体区别开来。

由于街灯消耗的能量很多，为了尽可能地节省能源，在这方面做了不少的研究工作。所以现在已很少使用白炽灯照明街道了。代替它们的是荧光灯、高压汞灯，有时候还用钠灯代替。如上所述，低压钠灯虽然可以高效率地把电能转变为光能，但不能靠它辨别颜色。在大多数交通中，暂时失掉分辨颜色的视力只是个小缺点，反而可以有助于我们对不同颜色的警戒光的注意，不论它是蓝的还是红的。

饲 养 家 畜 照 明

虽然照明对其它家畜的饲养也很重要，但这里只谈谈养鸡房的照明，因为养鸡所需的最佳照明已有了准确的判定。

在养鸡房中的适宜照明对取得最大的生产率已如此之重要，使专家们甚至建议应该使用没有窗户的养鸡房，使照明

得到完全的控制。

光对于养鸡有三个主要的效应：

(1) 它调节食物的啄取量。因为鸡不在黑暗中啄食，所以想要使它们长得越快越好的肉用鸡都在长日照甚至连续光照的条件下饲养，使它们吃得越多越好。对卵用鸡则情况比较复杂，这在下文就要讲到。

(2) 光照调节了鸡群内彼此间的“社会”行为。在新式的肉用鸡“工厂”和卵用鸡“工厂”中的情况非常不自然。为了取得最大的经济效果，鸡笼内的密度平均每平方米养鸡15只。这样高的密度加上单调的生活，增加了鸡群内彼此间的好斗性。有的鸡甚至被别的鸡啄得重伤而死。但如在不超过10勒克司的低水平下照明，就可以使它们安静下来。还有别的使鸡不相啄斗的方法是把鸡喙的尖端剪掉或把鸡冠去掉。因为鸡冠起着一种“社会信号”的作用，有助于它们彼此认识。如把鸡冠去掉，它们就不知道该去啄谁了。

(3) 明暗周期调节着生殖行为、性行为 and 产卵。为饲养卵用鸡以获取最大产蛋量所推荐的光周期如下：

(i) 在头几个星期中每天光照18个小时，以保证新孵出的雏鸡有适宜的进食量。

(ii) 在随后的几星期中，使用较短的光周期，降到在20周龄时的每天光照8小时或9小时。光周期作这样的缩短可以在母鸡成熟期中节约饲料。

(iii) 当母鸡到五月龄或略多一点开始下蛋时，就逐渐增加每天的光周期，每月增长一个小时，直到八个月后达到

每天光照17个小时为止。

(iv) 在以后的七到九个月中，使每天的光照时间保持恒定。在此期间，产蛋量逐渐下降。有以下两个方案免使养鸡场蒙受经济损失。就是要嘛在九个月后每天光照17小时下把母鸡都杀掉，再重新开始以上的周期；要嘛就用这批老鸡重新开始一个新的周期。

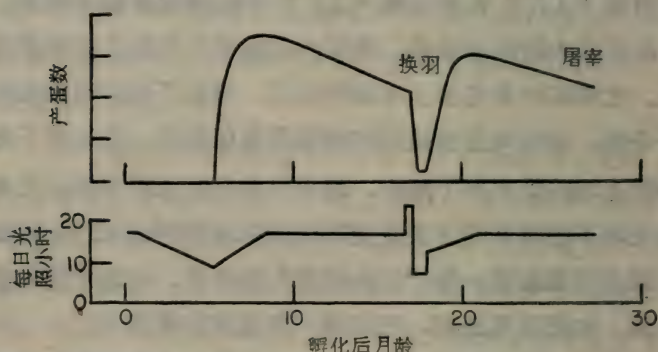


图88 在母鸡一生中光照规划与产蛋情况

(v) 如果采用第二个方案，则通过一星期的连续光照紧接着三星期的每天7小时光照，诱使它们换羽。（短时期不供应水和饲料，也可促其换羽。）在这个处理过程中，产蛋量几乎近于零。但在随后逐渐增加光周期的时期里，产蛋量就会上升到跟第一次的最高峰一样。在经过了每天光照17小时的最后一个阶段后，就把它全部处理掉（图88）。

栽 培 植 物 照 明

为栽培植物而作人工照明，只用在园艺中。但对种植作物或抚育森林来说，在任何情况下用人工照明都不会是经济的。

人工照明可以用在（1）大量的光照以促进光合作用，（2）相当低水平的光照以取得光周期效应或其它调节效应。

（1）在光合作用的水平上，人工照明可借以在冬季栽培黄瓜或番茄，一般作为在温室中对自然光照的辅助光。番茄也可以在无窗无自然光的屋子里完全靠人工照明栽培。在北欧的寒冷气候中，无窗的屋子对经济地保持热量和适宜温度的控制都优于玻璃房，即使因而损失了少量的冬天阳光，仍旧合算。在人工照明下栽培番茄所需的电能每平方米约为60瓦。这当然包括取暖在内。每天光照时间越长，番茄长得也越快。但如在恒温下栽培它们，每天至少需四小时的完全黑暗才能保证其茁壮（参见第177页）。

光合作用的照明也可以经济地用于栽培莴苣和其它观赏植物的苗。这类照明所使用的灯一般是荧光灯和荧光高压汞灯。

（2）低水平照明以各种方式用之于控制植物的发育。马铃薯种的发芽系由低温（2—4℃）和光照所阻止。可是更重要的用途是通过对光周期有效的光的调整以控制花期。大量的观赏装饰用的花卉，都靠此法得以在需求量高的节日或准确时机生产出来。这对不少种类的花卉确已做到。在此不予一一列举，而只选取其中一种重要的花卉——菊花，对所采用的方法予以较详细的介绍。菊花是一种短昼植物，只

要每天的光周期连续地降到14.5小时以下,就能使花蕾萌发。

如要在元旦之前(或圣诞节)把菊花供应市场,一种可行的计划是照以下的步骤去做:在8月25日把菊花的插枝种好后保持在长日照下培养,直到9月26日。然后用九天的短日照诱发花蕾。从9月26日到10月8日又把它们置于长日照之下,以增加每朵花四周辐射形的管状小花与中央圆盘形的管状小花的比例。最后再经过一段短日照的时期直到开花。对菊花来说,短日照期不但为诱发花蕾所必需,而且也为花朵最后获得良好发育所必需。

在英国东南部自然光照的光周期到八月一日就下降到每天14.5小时以下。为了避免在十一月中花开得太早,没有人需要,必须从插枝之时起就要进行人工照明。如上所述,在八月底九月初每天用人工照明把白昼延长大约两个小时就行了。相反,要是想在四月里(比方说复活节或我国的清明节)让菊花盛开,就必须把仲冬的短日照延长八个小时,以避免花开得太早。不过,在黄昏时马上开始照明是不经济的,因为自然光照还有些后遗效应,这样做使第一个小时的人工照明白白浪费了。经济的办法是来个光隔断。这样做,有五个小时的人工照明就够了。在此情况下,每平方米只消有0.2瓦的光强。不过在夜里使用不连续的光隔断,仍然是最经济的办法。可采用十次光照,每次持续6分钟,其间各有24分钟的黑暗间隔。要使这个办法见效,得使用较高的光强, 0.36 W/m^2 。但每天的能量消费只及一次连续性的光隔断所需的72%,且只及对自然白昼作有效延伸所需的一半。

10 光化烟雾

光化烟雾是否应在“光与生命”的标题之下讨论，是个争论的问题。在以上几章里我试图把内容限于讲述光对生物体比较直接一些的效应。可是光化烟雾这个术语已在书刊上屡见不鲜，不能完全予以忽视。

不能把光化烟雾跟典型的伦敦之雾混淆起来。后者是由二氧化硫（ SO_2 ，是当含硫的煤或石油燃烧时释放出来的）、碳尘和高湿度引起的。它带酸性并有还原性，这是因为二氧化硫有吸收氧气和水从而产生硫酸微滴的倾向。可是，在过去的十年里，在严格的烧煤规程的控制下，这种类型的雾在伦敦几乎已经完全消除了。现在冬天在伦敦的阳光已比过去增加一倍，全年平均每天有一小时的阳光照耀。

光化烟雾与此不同，是氧化性的。顾名思义，在这种烟雾的形成中，必然有光化学反应，而在严重的空气污染和强烈的阳光相互作用的地区发生最为经常。其中以美国洛杉矶市最为严重。这种烟雾在该地区获得最多的研究，但在其它各处也出现过，甚至在欧洲也有。

为使光化学反应得以进行，必然有能够吸收可用光的某种物质存在（见第9页）。在污染的空气中，有许多种可以吸收紫外线的物质，所以，事实上有许多种不同的光化学反

应发生。可是，由于紫外线的强度随着波长的缩短而迅速下降（图78），那些可以借可见光和长波紫外线促进的反应就占了有利地位。在大气里，只有一种比较重要的成分在这个波段中有强烈的吸收作用，它就是二氧化氮（ NO_2 ）。任何学过普通化学的人对这种棕色气体都很熟悉。例如把金属铜溶解在浓硝酸里，就可以产生。在自然界中通过雷雨时的放电作用，使空气中的氧和氮有少量化合成为 NO_2 ，这对生物界的氮供应，作出了重要的贡献，因为能够直接利用大气中的氮的生物不多。至于造成光化烟雾的大量 NO_2 ，则是由在内燃机中空气的加热和迅速冷却所形成的。其反应序列为： $\text{N}_2 + \text{O}_2 \rightleftharpoons 2\text{NO}$ ，随之以 $2\text{NO} + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{NO}_2$ 。第一个反应是可逆的，在常温之下的平衡状态极其偏于向左的方向。这相当于在平常的空气中以体积计有似乎 $10^{-12}\%$ 的一氧化氮（ NO ）。可是在内燃机中的高温之下，这个平衡就向右移了，相当于含大约 1% 的 NO 。由于气体在膨胀时迅速冷却，并从引擎向外排出，而且在较低温度下的反应几乎是零，这样一来，第一个反应事实上就不可逆转，虽然在理论上它是可逆的。所以想要得到较清洁的空气有个技巧，就是让空气慢慢地冷却，或者使用适当的催化剂让第一个反应的逆向反应得以进行。

波长超过440毫微米的光可以由二氧化氮（ NO_2 ）吸收，但是这种量子并没有足够的能量去断开原子间的键借以产生只涉及二氧化氮的光化学反应。可是，受激的二氧化氮分子可以把它们的能量传递给氧分子，即：

$\text{NO}_2 + \text{光子} \rightarrow \text{NO}_2^*$, 随之以 $\text{NO}_2^* + \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2 + \text{O}_2^*$.
式中的 * 号表示受激态。

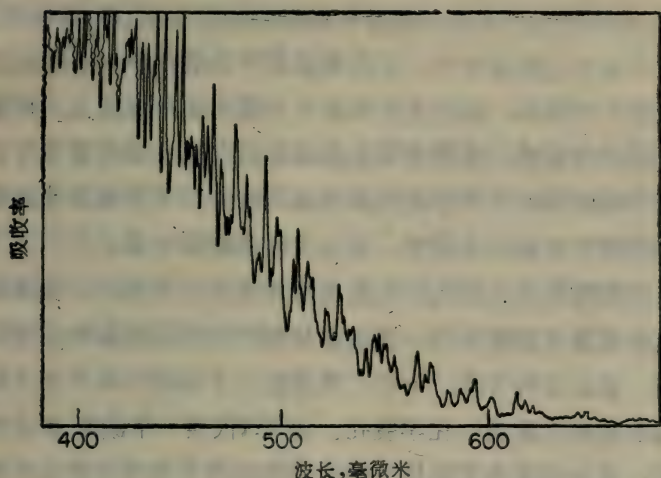
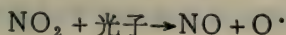


图89 二氧化氮 (NO_2) 的吸收光谱, 这种气体呈灰褐色

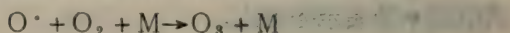
受激氧分子的活性很强, 能同各种空气污染物起反应。虽然氧气也可以因吸收远红光或红外线而直接受激, 但由于这种吸收过程如此之弱, 所以并不重要。

波长在440毫微米以下的光可以导致其它的反应。在此情况下, 二氧化氮有可能被光分解为一氧化氮和自由氧原子:



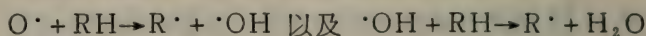
在氧原子上记个黑点表示有一个没有配对的电子 (“半键”), 它使得氧原子的活性非常之强, 几乎可以跟所有的东

西起反应，甚至可以按下式氧化氧分子以产生臭氧：

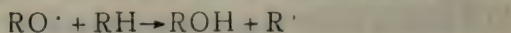
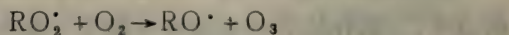


其中的M什么分子都行，只是由于力学上的原因才需要有它，它可使这一系统的能量和动量都得以守恒。 O_3 是臭氧，在第八章里已经讲过它。在自然条件下臭氧几乎完全限制在高空的大气层中，但在光化烟雾中它却出现在地面上，成为令人讨厌的东西。臭氧最早是在洛杉矶市因发现在该市行驶的汽车轮胎损坏得异常地快从而观测到的，它使橡胶变硬变脆。臭氧对生物体也有害，特别对某些植物有害。

游离氧原子的光化学发生是特别重要而有害的，这是因为这种氧原子能够发动一连串涉及到空气有机污染物的连锁反应。通过这种方式，一个二氧化氮分子吸收一单个光子就可能引起相当数量的化学变化。设RH代表一个碳氢化合物分子，譬如说是由于燃烧不完全而混在汽车排气中放出外面的。在游离氧原子的作用下就可能发生下面的反应：

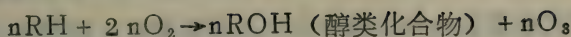


其中 $\text{R} \cdot$ 代表那些带着没有配对的电子的有机自由基。于是就有可能随着发生以下一连串涉及到其它自由基的反应：

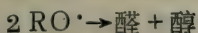


在这一系列三个反应中，其所生成的 $\text{R} \cdot$ 的分子数目同所消耗掉的相等，因此这串连锁反应可以一直重复下去。其净的

反应效果可写成为：

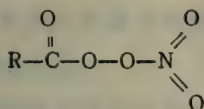


反应链的链长 n 可以是个很大的数字，但不会无穷大，所以迟早会有别的反应发生，即：



从而终止了这串反应链。

还有许多其它类型的反应，结果产生出大量的二级污染物（那些从汽车排气管放出的碳氢化合物、一氧化碳、二氧化氮等都作为一级污染物）。除了臭氧外，在光化烟雾中最重要的污染之一还有硝酸过氧化乙酰，通常简称之为PAN。它的化学结构式为：



其中R是个烃基。由于R可以变更，所以有许多不同的PAN。PAN跟臭氧一样，对植物，尤其对某些种植物，非常有害。洛杉矶地区以往是柑桔（桔子、柠檬、柚子）产地，但由于烟雾（还有汽车和住房），在该地区种植柑桔已不再获利。

有许多二级污染物是液体或固体，这就是为什么可见烟雾——气溶胶——发生的原因。应当记住（但不作为空气污染的抵御物），可能由于许多种自然的原因而使空气成为雾蒙蒙的。可能形成自然气溶胶的一种主要过程，就是从植物叶子蒸发出一类称为萜（terpene）的物质所引起的。有

些学者相信这类蒸发出来的萜在石油的形成中起着重要的作用。很可能萜在大气中被光化学过程所氧化。据猜测这种萜雾，特别在森林中所常见的萜雾，可能对林区植物有益，这是因为它提供了雨滴凝聚所需的核。萜的其它功能还有吸引或排斥昆虫，因为好多种萜都有刺鼻的气味（众所周知的例子就是月桂香和樟脑）。

11 光和我们对于宇宙的概念

光 谱 分 析

当一个原子发射光时，该原子内能的一部分转变成成为光能，同时使它从一个能级跳到另一个能级。分离的原子群能够辐射（或者吸收）某些特定波长的光。这就是说，光子只能发射（或增加）离散的能量。因此已经得出了结论：一个原子只能拥有几种既定的能量，在这些能量的数值之间不会有其它数值存在。

从这种概念延伸开去，并且通过对各种不同原子所发射的光的波长的测定，就有可能对原子的外面部分，即电子壳层的结构获得了解。事实上整个原子物理这门科学似乎完全是建筑在光谱分析上面的。对描述原子中央核心部分即原子核结构的核物理这门科学的研究，则需采用其它方法，因为所转变的能量要比在光子中所含的能量大得多。可是，这些方法都与光谱分析有关。其中最重要的方法之一是闪烁能谱学，它间接地依靠光的测量。

因此，任何一种原子（或分子）都对应于一种特殊而唯一的光谱。对光谱作分析可以得出有关原子（或分子）的结构的重要资料。在这样的光谱一旦被确定下来之后，它也就

可以象指纹一样作为辨别不同的原子（或分子）之用。侦查员能依靠人的指纹来断定某人曾到过某处，甚至据此提供有关这个人的活动的线索。光谱也与此相仿，可以用来确定各种原子或分子的本质，也可以用来指示它们所参与的化学反应的本质。应用光谱分析，已作出了许多有关生物体内部的各种化学反应的重要结论。采用光谱分析的最大优点之一，就是它不需要把一个生物体支解，也就是在不破坏其自然过程的条件下“看到”在其内部究竟发生了什么情况。在本书中用得最多的一种光谱分析就是吸收光谱。利用它可以把通过一个要加以研究的物体（例如一片叶子或者一头动物的血管等）的光线的减弱程度测量出来。另外还有把物体所发射的光予以分析的方法，例如萤光分光光度测量技术。

光谱分析技术不光是用来研究地表面上靠近我们的事物，近年来，已开始在宇宙飞船中用它探索与地球近邻的外界“太空”。不过，我们对太空中的事物以及它们在宇宙中的主要关系的知识仍然几乎完全是以从太空达到地球的光谱分析为基础，近年来天文学家们开始研究来自太空的无线电波，它们也由光子组成。通过对从太空达到地球的辐射的光谱分析，就有可能辨认出在太阳、彗星和天体间很稀薄的物质中各种原子和分子所特有的“指纹”来。甚至有可能辨认出其光线已经历了几百万年甚至几亿年，到今天才到达地球的遥远的星球和星系中所存在的各种原子的“指纹”来。不止如此，把这些“指纹”与在已经充分了解的地球条件下从各种原子所作出的正规“指纹”作比较，度量其间的偏差，就有

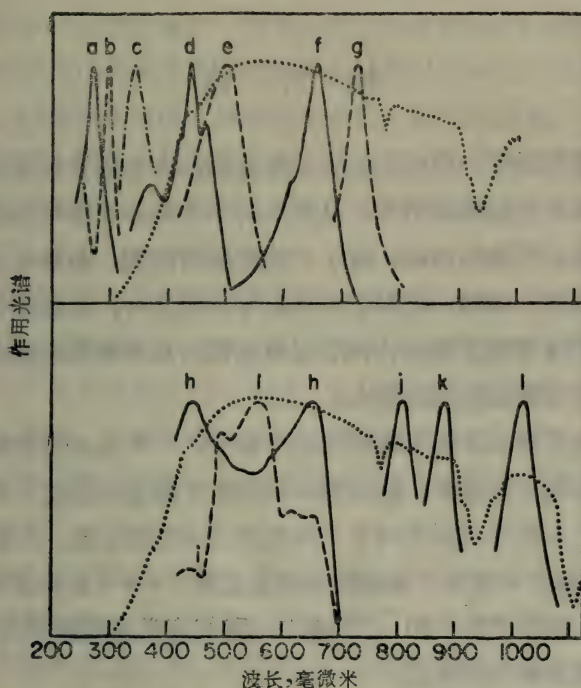


图90 各种作用光谱的总结：a.杀菌（消毒）效应，b.日炙，c.对紫外线敏感的蜜蜂视细胞，d.植物的向光性，e.人的晨昏视觉，f.光敏色素转化（ $P_R \rightarrow P_{FR}$ ），g.光敏色素转化（ $P_{FR} \rightarrow P_R$ ），h.陆生植物的光合作用，i.红藻的光合作用，j—l.不同种紫色细菌的红外吸收峰（可能与光合作用峰相吻合）。点线代表日光在地球表面处的近似光谱（每个波长区间的光子数），其确切组成还取决于气候及太阳的位置角度

可能对它们的温度、在太空中的磁场、运行的速度等作出结论。因此，光谱分析不论在空间和时间里都是无所不往，或许还可以一直达于时间和空间的边缘，要是这个边缘确实存在的话。

相 对 论

我们对于物质世界的认识所根据的大多数资料是得自各式各样对光的测量结果。从微小的原子和分子的世界直到恒星和星系都确实如此。对于光的性质的研究，也是在大约七十年以前开始的一场科学革命的导火线之一。这场革命关系到我们对客观世界的认识所必需依据的基本框架的概念，也就是对时间和空间的概念。

为了有助于简单地说明这个概念，一种良好的传统比喻是去设想一列火车。假设列车以相对于路基的速度 V 行驶，有一个人在车内以相对于列车的速度 v 向前行走。大家都会明白，这个人相对于路基的速度必定是 $V + v$ （他如在车中向后走，则应为 $V - v$ ）。换言之，我们直觉地就能明白这两个速度是有可加性的。

在本书的第一章中曾提到过记为 c 的光在真空中的速度等于每秒299792.4562公里。请问这是相对于什么而言的速度呢？如果从地球上的一盏灯所发出的光具有相对于地球的速度 c ，试问发自另一个以速度 v 离开地球的星球的光，它相对于地球的速度是多少呢？这同请问在火车里行走的那个人相对于路基的速度是多少的问题相仿。因此我们就会直觉地认为那束光相对于地球的速度也应该是 $c - v$ 。

稀奇的是这个答案并不正确。科学实验的结果非常清楚地告诉我们：发自任何天体的光相对于地球的速度老是 c ，不

管光源作什么样的运动。由于人们已经有很长的时间以很好的理由不再认为地球是宇宙的中心，所以对一位在这个特殊行星上的观测者来说，这种情况是独一无二的设想，应该说是荒谬的。因此不论跑到月球上或者到火星上进行观测光速，也总会得出 c 的数值，不论光源作何种速度的运动（我相信不久就会由实验证实）。一位在地球上的和另一位在火星上的观测者如果去观测发自同一颗星球的同样的光的速度（分别相对于地球和火星），两人可能都得出同样的 c 值，不管地球和火星怎样彼此相对运行。这从所有的常识来判断都似乎相当荒谬。但是物理学家（首先是爱因斯坦）已经下了结论，说我们关于时间、空间和速度的普通常识和传统想法都是错误的。

我们对于周围世界的“普通”观点以及对时间和空间的概念都是生物学上的适应性所造成的。这种适应性是我们自己这个物种在进化的历程中作为一种为生存而竞争的武器而发展出来的。为了这种生存，迄今为止并没有去估计如此遥远的星际距离或如此快的光速的需要。

今日物理学家们所认识的世界，按照所谓广义相对论的说法，对大家似乎极其陌生，我们自己的生物限度不允许我们以一种具体的方式去“明白”它。时间间隔和距离不再凭它们本身取得任何绝对存在的资格，代替它的是时空连续区，其中的时间间隔对应于一个虚长度， $t \cdot c \cdot \sqrt{-1}$ 。类似的，物质和能量的概念也被融合在一起，使得物质的量（质量） m 被认为相当于 $m \cdot c^2$ 的能量。在这两个公式以及

相对论的其它公式中，我们一次又一次地遇到在真空中的光速 c 这个常数。

要是光速比 c 慢得多，它跟我们祖先在日常生活中的经验到的各种速度有相同的数量级（譬如说比一头野兔的逃跑速度快不了多少倍）的话，那么我们对宇宙的“相对论性的”观点就会先天就有。在那种情况下，也许我们对在空间与时间之间所作出的意识区别就不亚于我们对“上”与“下”之间实际所作出的区别了。

附录

自然光的强度和各种光生物过程的光敏度。以下的数据除光合作用的外，都表示各种生物效应的光强下限。

光强

(每平方米瓦数, W/m^2)

| | |
|-----------------------|--|
| 1000 | 六月中午晴天日光, 100000勒克司 |
| | 小麦光合作用的光饱和, 20000勒克司 |
| 100 | 阴天白昼光, 1000—10000勒克司 |
| 10 | 光合作用的补偿点 (光合作用与呼吸作用相等), 100—1000勒克司 |
| 1 | 花期的光周期控制, 约100勒克司 |
| 0.1 | 黄昏后期, 刺激种子发芽 (红光照8分钟) |
| 0.01 | 月光, 最大0.2勒克司 |
| 0.001 | 人类颜色视觉 鞭毛藻的趋光性 |
| 0.0001 | 叶绿素形成 (能察见的绿化) (红光) |
| 0.00001 | 燕麦苗的向光性 (蓝光) 大豆苗尖变直 (红光) |
| 0.000001 | 真菌的向光性 (蓝光照20分钟) |
| 0.0000001 | 人类对黑白影象的分辨 (此强度值指物体的照度) |
| 0.00000001 | 来自亮星 (天狼星) 的星光 |
| 0.000000001 | 对植物生长的效应 (对燕麦苗的茎的下部生长的抑制) (红光) |
| 0.00000000001 | 来自六等星的星光, 肉眼勉强能见 (在瞳仁处) |
| 0.000000000001 | 0.000000002勒克司) |
| 0.0000000000000000001 | 用最大望远镜所能记录的光线最微弱的星球的星光 (10^{-19}) |



S0011829

北京恒物所

收到期

84.9.11.

来源

西单新

书

单

开

23663

58.1716

164

赤西文武 1984.1.1.1.6

赤西文武 1985.4.1.2.2

赤西文武 1985.8.7.3.8

86.5.6

58.1716

注 意

164

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，折角。
- 3 借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

23663

京卡0701

统一书号：13031·23

定 价： 1.05

本社书号：3474·13-6

科技新书目：67-18